ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 89

11

НОЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2004

УДК 581 : 581.9

© **Б. А. Юрцев,[1] А. А. Зверев,[2] А. Е. Катенин,[1] Т. М. Королева,[1] В. В. Петровский,[1] О. В. Ребристая,[1] Н. А. Секретарева,[1] О. В. Хитун,[1] Е. А. Ходачек[1]**

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛОКАЛЬНЫХ И РЕГИОНАЛЬНЫХ ФЛОР АЗИАТСКОЙ АРКТИКИ

B. A. YURTSEV, A. A. ZVEREV, A. E. KATENIN, T. M. KOROLEVA, V. V. PETROVSKY, O. V. REBRISTAYA, N. A. SEKRETAREVA, O. V. KHITUN, E. A. KHODACHEK. SPATIAL STRUCTURE OF SPECIES DIVERSITY OF LOCAL AND REGIONAL FLORAS IN ASIAN ARCTIC

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: yurtsev@IK6026.spb.edu
[2] Томский Государственный университет, биологический факультет, каф. ботаники
634050 Томск, пр. Ленина, 36
Поступила 17.05.2004

Статья продолжает серию публикаций результатов многолетних (с 1955 г.) флористических исследований Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН в Азиатской Арктике методом конкретных (локальных) флор (Юрцев и др., 2001, 2002). Проводится разносторонний анализ 96 локальных флор (ЛФ) из 6 подпровинций Арктической флористической области в сети пунктов мониторинга биоразнообразия на уровне ландшафта. Данные представлены на картосхемах. Уточняется подзональное положение пунктов ЛФ: при сравнении молодой Ямало-Гыданской подпровинции с 4 подпровинциями Чукотской провинции показано значительно (в 2—3 раза) большее видовое разнообразие ЛФ из одноименных подзон на Чукотке как части Берингии. Постулируются 5 взаимодополняющих подходов к изучению арктобореального (= тундро-таежного) экотона, области наложения краевых зон ареалов криофильных и некриофильных (преимущественно бореальных) видов; здесь наблюдается выклинивание видов деревьев с постепенным обеднением состава и/или исчезновением других древесных жизненных форм (ЖФ), и, в частности, голосеменных, доминирующих в соседней таежной (бореальной) зоне. Начиная с подзоны южных гипоарктических тундр с юга на север сохранение все менее рослых древесных жизненных форм обусловливает истончение «пленки жизни» — жесткого каркаса фитостромы. Систематизируются факторы, определяющие таксономическое (в первую очередь видовое — ВР) разнообразие, его увеличение и поддержание. Методические подходы основаны на структурированной модели региональной флоры как множества конкретных или локальных флор (своего рода квантов или «клеточек» растительного покрова). Это позволяет использовать 2 основных приема: 1) нанесение на карту конкретных значений соответствующего показателя ЛФ в виде круговых диаграмм или чисел; 2) расчет и сведение в таблицу средних значений данного показателя и ошибки средней, отражающей разброс его значений в ЛФ. Проведен таксономический анализ самых богатых ЛФ 5 подпровинций и выявлены внутренние и внешние факторы повышения ВР. Показано, что доля видового разнообразия ЛФ от общего разнообразия фитохории более или менее постоянна для одноименной подзоны разных подпровинций при большой разнице в абсолютных величинах (последние резко снижаются с востока на запад и с юга на север). Факторы и способы оценки пространственного разнообразия иллюстрируются на материале анализа ЛФ разных подпровинций. В числе показателей — доля видового разнообразия, ошибка средней ВР, среднее значение попарного различия всех ЛФ данной фитохории, распределение самых редких видов (1 встреча в фитохории) в совокупности ЛФ.

Ключевые слова: метод конкретных флор, локальная флора, Азиатская Арктика.

Данная статья продолжает публикацию результатов многолетних исследований флоры и растительного покрова тундровых и лесотундровых территорий Азиатской Арктики (начиная с 1955 г.). Большая часть авторов ответственна за данные по локальным флорам одной или нескольких подпровинций Азиатской Арктики: Ямало-Гыданской подпровинции — О. В. Ребристая и О. В. Хитун; Таймырской (оригинальные данные по 2 ЛФ, сведение литературных данных) — Е. А. Ходачек; Континентально-Чукотской — В. В. Петровский, Б. А. Юрцев, Т. М. Королева (Анюйское нагорье); по о-ву Врангеля — Петровский и Юрцев; Южно-Чукотской подпровинции — Юрцев и Н. А. Секретарева; Берингийско-Чукотской — Юрцев, А. Е. Катенин, Секретарева, Петровский. Руководитель работ по теме и проекту Б. А. Юрцев ответствен за общий план работы, компановку полученных данных и за их ботанико-географическую и флорогенетическую интерпретацию, он и Петровский — за трактовку критических таксонов. Программное обеспечение (в информационной системе IBIS и ее модификации), а также математическую обработку данных в соответствии с запросами руководителя и участников проекта выполнял сотрудник Томского университета А. А. Зверев. Следуя методу конкретных (или элементарных) флор А. И. Толмачева (1903—1979 гг.) и развивая его в теоретико-методическом отношении, участники работ накопили данные по многим сотням локальных флор (ЛФ) в виде аннотированных в поле списков, нередко дополненных геоботаническими описаниями, списками парциальных флор и ценофлор (Юрцев, 2004). Это позволило выдвинуть и обосновать идею создания в Азиатской Арктике представительной сети пунктов долгосрочного мониторинга биоразнообразия (БР), дающей обзор состояния всех комплексов видов растений (для начала сосудистых) в представительной сети пунктов через достаточно продолжительные интервалы времени (порядка 30—100 лет), с выходом как в прямую регистрацию процессов эволюции, флоро- и филоценогенеза, эндогенных сукцессий, так и в природоохранную систему мер (Юрцев, 1997; Юрцев и др., 2001). В то же время детальное сравнительное изучение базовых ЛФ, существующих в разнообразных, нередко контрастных биоклиматических и экотопических (геогенных) условиях, на территориях с разной природной ситуацией создает условия для реконструкции истории флоры Севера и для прогноза глобальных и региональных изменений растительного покрова. Из всего разнообразия изученных ЛФ в базу данных (БД) были включены с целью апробации метода 96 — из 6 подпровинций 3 провинций Арктической флористической области (АФО) (Yurtsev, 1994) из трех секторов: Западно-Сибирского (Ямало-Гыданская подпровинция), Восточносибирского (Таймырская) и Чукотского (Континентально-Чукотская, Врангелевская, Южно-Чукотская и Берингийско-Чукотская подпровинции, важные составляющие Азиатской Берингии).

В предыдущем сообщении приведены сравнительные данные по видовому разнообразию 96 ЛФ. Большой раздел был посвящен семейственно-видовой структуре ЛФ, флор подпровинций и подзон, анализу спектров семейств, также соотношению отделов сосудистых растений и соотношению некоторых ведущих семейств: сложноцветных и злаков, осоковых и злаков. Было показано, что между секторами Арктики существуют значительные различия по большинству таксономических параметров ЛФ и региональных флор, которые в основном сводятся к значительной бедности молодых флор Западно-Сибирской Арктики, пережившей в плейстоцене обширное оледенение и морские трансгрессии, и высокому по арктическим меркам таксономическому разнообразию флор Берингии (Юрцев, Королева, 2004); отмечается также значительно большее продвижение в область холодного арктического климата многих комплексов растений на Чукотке, устойчивость соотношений ряда элементов флоры и т. д.

Зональная ситуация в модельных пунктах мониторинга

В настоящее время в рамках нескольких международных проектов ведется оживленное обсуждение зонального деления Арктики, отправным пунктом которого стала статья Б. А. Юрцева по его докладу в 1992 г. в г. Боулдер (США) на международном совещании по классификации растительности Арктики (Yurtsev, 2004). В статье было предложено деление циркумполярной тундровой зоны на 5 ботанико-географических подзон (2 — с двумя вариантами) и АФО — на 22 подпровинции, относящиеся к 6 провинциям, с подробным обоснованием. В дальнейшем в рамках проектов «Панарктическая флора» (PAF) и «Карта растительности циркумполярной Арктики» (CAVM) в схему Б. А. Юрцева был внесен ряд изменений, хотя общая основа ее сохранилась. Подробное обсуждение пунктов полемики дается в статье Б. А. Юрцева (Yurtsev, 2004), здесь же мы приводим 3 картосхемы (рис. 1—3), где обозначена принадлежность каждого пункта мониторинга к конкретной подзоне.

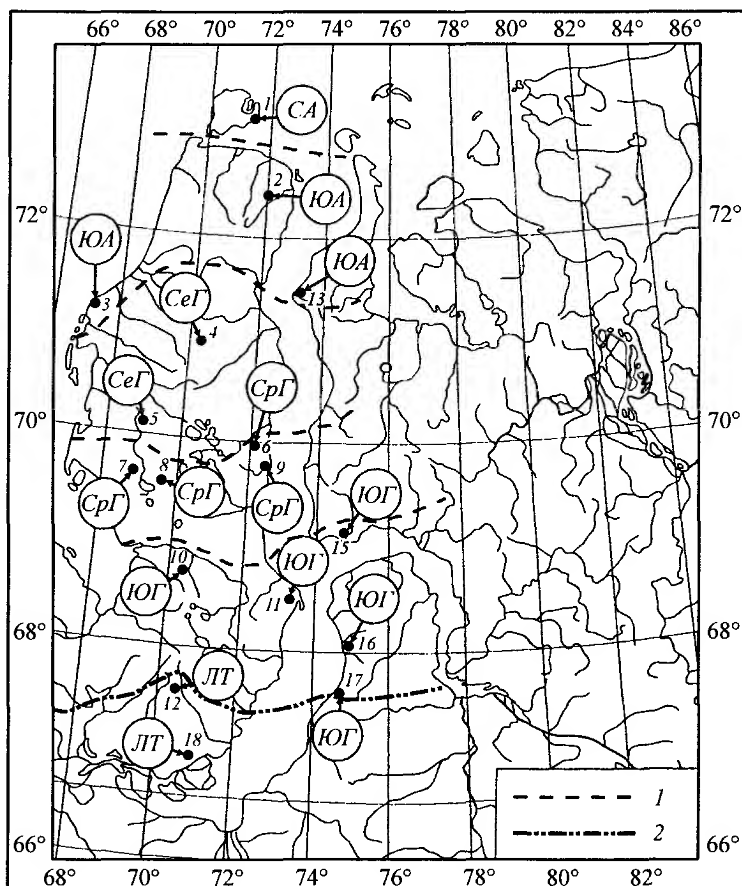


Рис. 1. Подзональная ситуация в пунктах сети мониторинга биоразнообразия на уровне локальных флор Ямало-Гыданской (Западно-Сибирской) подпровинции Западноевразиатской провинции Арктической флористической области.

1 — граница между подзонами; *2* — южная граница Арктической флористической области. Подзоны: *ЛТ* — северной лесотундры; *СА* — северных арктических тундр; *СеГ* — северных гипоарктических тундр; *СрГ* — средних гипоарктических тундр; *ЮА* — южных арктических тундр; *ЮГ* — южных гипоарктических тундр. Названия пунктов приведены под теми же номерами, что и в предыдущей публикации данной серии (Юрцев и др., 2001).

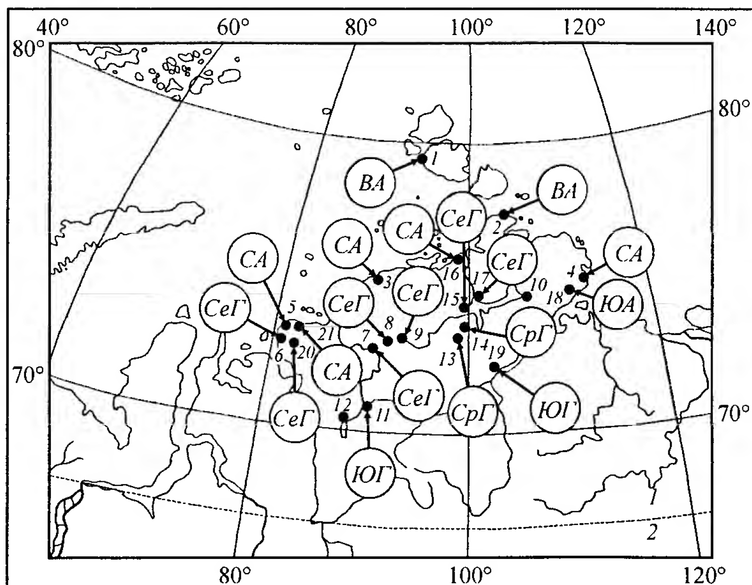


Рис. 2. Подзональная ситуация в пунктах сети мониторинга биоразнообразия на уровне локальных флор Таймырской подпровинции Восточно-Сибирской провинции Арктической флористической области.

Подзоны: *ВА* — высокоарктических тундр («полярных пустынь»), остальные обозначения те же, что и на рис. 1 (акронимы в кружках).

На рис. 1 показана ситуация на Ямале и западе Тазовского и Гыданского полуостровов. Крайняя обедненность флоры о-ва Белого, вероятно, отчасти связана с малым фациальным разнообразием ландшафта, отчасти с молодостью суши (Ребристая, 1995). Слабо проявляется различие между северными и средними гипоарктическими тундрами. В каждой подзоне гыданские ЛФ (а на Ямале — те, что на высоких суглинистых расчлененных террасах) флористически богаче «песчаных» ямальских. ЛФ Сюнай-Сале, как и менее богатая ЛФ Хадата, относится к северной лесотундре: она обогащает флору Ямала примерно на 40 видов и едва ли относится к собственно Арктике. По данным О. В. Ребристой, к северной лесотундре принадлежало еще несколько флор, однако деятельность человека (сведение древостоя) способствовала усилению тундровых черт растительности и флоры (феномен «антропогенной южной гипоарктической тундры» довольно устойчивый, который в настоящее время можно наблюдать в разных секторах Азиатской Арктики). Наиболее уязвимым (наименее стойким, хотя и центральным по значению) компонентом лесотундровых ландшафтов являются виды деревьев, в данном случае *Larix sibirica* и *Betula tortuosa*.

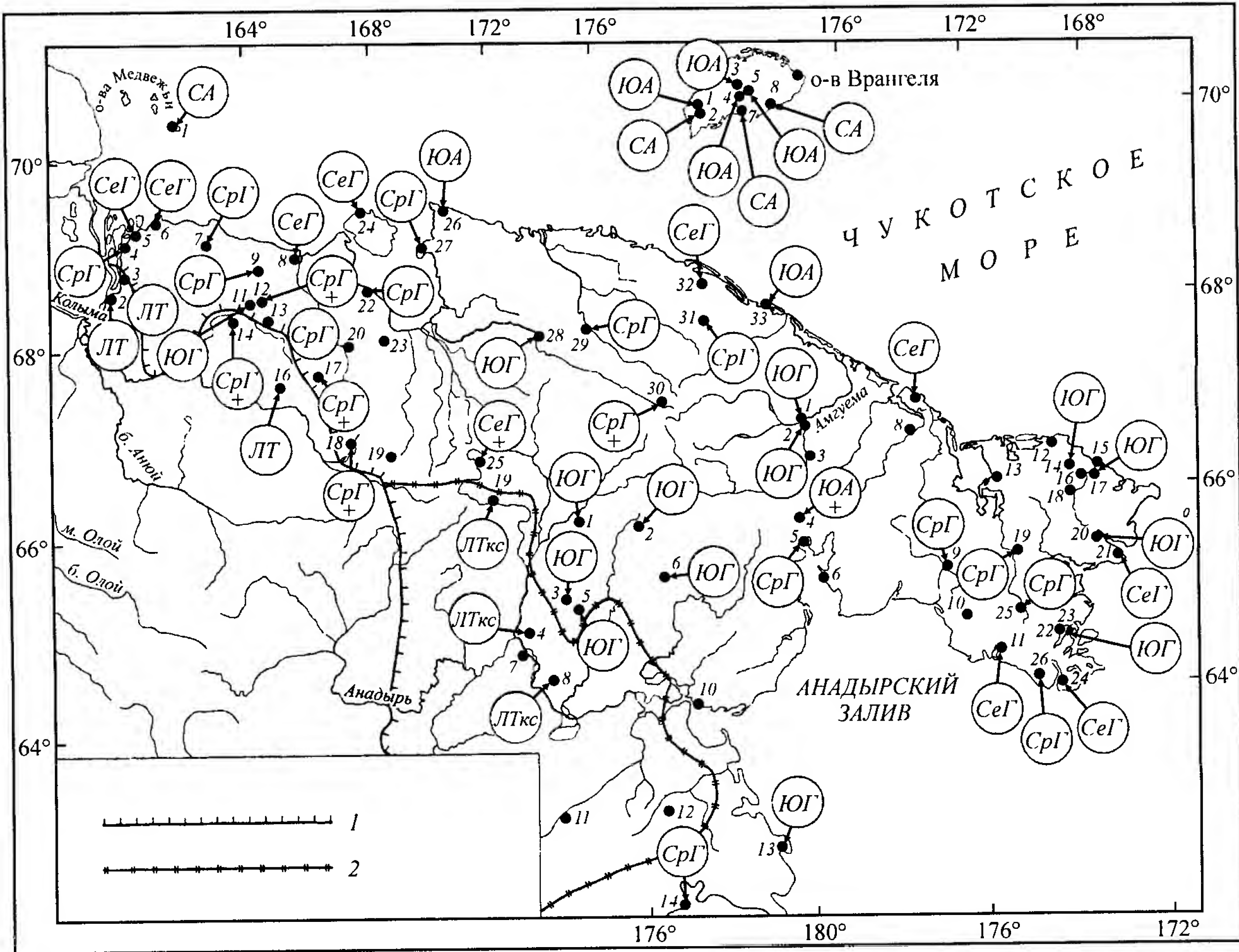
Рис. 2 отображает ситуацию в сети пунктов мониторинга на Таймыре и Северной Земле. Здесь хорошо представлены самые северные подзоны — высокоарктических тундр (= зона полярных пустынь в трактовке ряда авторов; 2 ЛФ) и северных арктических тундр (4 ЛФ). К лесотундре приравнивается район урочища Ары-Мас (известный лиственничный остров из *Larix gmelinii*, самый северный на Земном шаре). По одному пункту ЛФ представляют южные арктические тундры, иногда относимые к северному варианту «типичных тундр» (Матвеева, 1998), и южные гипоарктические — последние, впрочем, охватывают и тундровое окружение в районе Ары-Маса.

«Полярные пустыни» — там, где они представлены зрелыми сукцессионными фазами, близкими к климатическому климаксу, вполне отвечают всем существенным признакам тундрового типа растительности (Юрцев, 1991) и нами рассматриваются как высокоарктические тундры; спорадическое присутствие деревянистых растений — простратных кустарничков и подушковидных — имеет место даже во внутренних частях крупных «полярнопустынных» островов (острова Большевик и Элсмир), хотя это и не облигатный признак. Иногда «полярные пустыни» представлены узкой полосой в зоне постоянных туманов — береговым эффектом на северном побережье (мыс Челюскин на Таймыре, Земля Пири на севере Гренландии) шириной в несколько километров (Bay, 1997). Флористически многие варианты северных арктических тундр (особенно те, что лишены деревянистых растений) очень близки к «полярным пустыням»; здесь представлены и все высокоарктические виды.

Южные арктические тундры при значительной (в среднем) сомкнутости растительной дернины (что иногда можно наблюдать и в полярных пустынях), как правило, лишены гипоарктических олиготрофных видов кустарничков; асс. Hylocomio-Caricetum arctisibirici, описанная из подзоны типичных тундр, в южных арктических тундрах представлена своим северным вариантом. Для южных тундр ряда секторов Арктики отмечается повышение активности аркто-гольцового (метаарктического) гемипростратного вечнозеленого кустарничка *Cassiope tetragona*; то же установлено Е. А. Ходачек (2004) на северо-западном Таймыре (бассейн р. Ленивой). Разграничительная полоса между подзонами южных арктических и северных гипоарктических тундр на Таймыре условно проходит по водораздельному гребню гор Бырранга — на южном макросклоне уже появляются гипоарктические кустарнички и кустарники (в том числе *Betula nana*), тогда как в южных арктических тундрах из гемипростратных кустарничков кроме кассиопеи встречается только *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*. Разграничение северных и средних гипоарктических тундр здесь также нерезкое — к югу от Таймырского оз. выявлены контуры *Alnus fruticosa*; к северу от озера обнаружены также горные анклавы древовидной *Salix alaxensis* (Поспелова, 2002). В южных гипоарктических тундрах (на равнине) появляются угнетенные особи *Larix sibirica*, ольховник на водоразделах, кроме кустарниковых (ерниковых, ивняковых) тундр — контуры кочкарных тундр с *Eriophorum vaginatum*. Особенность плакорных и неплакорных южных гипоарктических тундр Таймыра — насыщенность их эвтрофными аркто-альпийскими видами, что объясняется в значительной степени повышенным содержанием кальция в рыхлых четвертичных отложениях (моренных, ледниковых и аллювиальных): источником их являются базальты Путорана и карбонатные горные породы Бырранга. Поэтому южные тундры Таймыра выглядят севернее таковых Ямала и районов выходов кислых горных пород континентального сектора Чукотки. Для некоторых районов этой подзоны на Таймыре характерна простратная форма *Larix gmelinii* (Е. Б. Поспелова, личное сообщение).

Чукотская тундра, трактуемая в ранге Чукотской провинции АФО, включающая 4 подпровинции (8 округов), вместе с Аляской — центральная часть Берингии. представляет ряд специфических проблем, так или иначе связанных с ее самобытной природной историей и геогенной историей данного сектора. Кратко назовем их в последовательности с севера на юг.

О-в Врангеля находится в полосе арктических тундр, в основном относящихся к подзоне северных арктических тундр (САТ), за исключением серии некрупных анклавов в западной и центральной частях, которые мы рассматриваем как анклавы подзоны южных арктических тундр (ЮАТ); северо-восточная и восточная части



164°
168°
172°
176°
176°
172°
168°
70°
68°
66°
64°
180°
о-ва Медвежьи
о-в Врангеля
ЧУКОТСКОЕ
МОРЕ
АНАДЫРСКИЙ
ЗАЛИВ
Колыма
б. Анюй
м. Олой
б. Олой
Анадырь
Амгуема
СА
ЮА
СеГ
СрГ
ЮГ
ЛТ
ЛТкс
1
2

острова (Восточное плато и основная часть тундры Академии) представляют собой особо суровый флористически обедненный вариант северных арктических тундр (Петровский, 1988). Подчеркнем высокую континентальность климата о-ва Врангеля, особенно в анклавах. Разночтения сводятся к тому, что флора острова исключительно богата, что слабо увязывается с низкими летними (июль) среднемесячными температурами: 3.6 °C на побережье бухты Сомнительной, где метеостанция находится в 100 м от берега моря на высокой (до 6 м над ур. м.) некарбонатной расчлененной террасе с плакорной растительностью, и даже всего 2.4 °C в бухте Роджерс (пос. Ушаковский), где метеостанция расположена в основании галечной косы и может испытывать дополнительное охлаждение за счет морских туманов.

На аллювиальной слабо наклоненной террасе в бухте Сомнительной имеет место значительный градиент в макроклимате и составе флоры, с пиком богатства на стыке равнины и шлейфа южного склона гор (Юрцев, Петровский, 1984; Юрцев, 1998а), однако и на том уровне удаленности от берега, где находится полярная станция, мы имеем достаточно богатую флору с участием степных реликтов (*Carex duriuscula* C. A. Mey. и др.). Именно высокое видовое разнообразие сосудистых растений дало основание ряду авторов (Elvebakk et al., 1999; Razzhivin, 1999) причислять данные приморские тундры острова к южным арктическим, а анклавы в западной и центральной частях — даже к типичным тундрам (= северным и средним гипоарктическим). Еще один аргумент за последнее — наличие в отрицательных элементах рельефа «анклавов» сообществ очень низких кустарниковых тундр из *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, местами и *Salix glauca*. Система аргументов против подобной трактовки приведена в статьях Б. А. Юрцева (1987, 1989; Yurtsev, 1994, 2004). Резкое доминирование (доля подзоны СА 0.75, 0.70 в анклавах) криофильных видов, высокоарктический набор сообществ и их почв, выпадение или явно реликтовые позиции (в том числе низкий балл активности) гипоарктических мелкодревесных форм не позволяют отнести растительный покров побережий острова к южным арктическим, а тем более к «типичным» тундрам. Как уже отмечалось в предыдущих двух статьях данной серии, наиболее важная причина повышенного флористического богатства арктических тундр Берингии — ее «спокойная» история как «флорогенетической лаборатории» арктических тундр — с позднего неогена, при сохранении континентальности климата, разнообразие местообитаний и периодические связи в эпохи осушения шельфа с близкими и удаленными гористыми и равнинными территориями двух материков.

Узкая полоса южных арктических тундр материковой Чукотки (на участке от мыса Шелагского до устья р. Амгуэмы) представляет гумидный вариант данной подзоны (Юрцев, 1998б), как и самый северный выступ северного побережья Аляски (район Барроу—Прудобэй). Арктические тундры могли сформироваться здесь лишь после затопления шельфа Восточно-Сибирского и Чукотского морей, когда полоса плотных береговых туманов вплотную придвинулась к подножию северных отрогов Чукотского нагорья, что привело к вымиранию менее устойчивых к хо-

---

Рис. 3. Подзональная ситуация в пунктах сети мониторинга биоразнообразия на уровне локальных флор Чукотской провинции.

Континентально-Чукотская подпровинция (пункты *1—33*), Врангелевская (*1—8*), Южно-Чукотская (*1—14*). Берингийско-Чукотская (*1—26*). Расшифровка номеров в цитируемой выше публикации. Границы: *1* — северный предел лиственничной лесотундры и северной тайги, *2* — граница между подзоной крупных стлаников и тундровой зоной (Арктика). ЛТкс — пункты в подзоне крупных стлаников. Плюсы в кружочках означают, что уровень долин на территории локальных флор 400—500 м над ур. м. Номера пунктов в каждой подпровинции начинаются с единицы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

лодному климату компонентов флоры горных гипоарктических тундр. В отличие от наиболее распространенных на островах вариантов арктических тундр, находящихся в условиях с более сухим климатом, здесь широко развиты процессы заболачивания, формирования торфянистой дернины; флора лишена множества высокоарктических элементов, но относительно обогащена растениями горных тундр, такими как *Diapensia obovata*, *Novosieversia glacialis* и многими другими и в целом значительно беднее ЛФ о-ва Врангеля.

Следующая к югу полоса северных гипоарктических тундр *sensu stricto* (отделяемая от более широкой полосы средних гипоарктических = типичных тундр) к западу от мыса Шелагского и восточнее устья р. Амгуэмы выходит к морскому побережью. К востоку от устья р. Неттавеем она прерывиста, но выражена на восточном побережье Чукотского п-ова от Уэлена до пос. Лаврентия и также на юго-восточном выступе полуострова южнее Сенявинских горячих ключей: здесь она включает ряд крупных фиордов, таких как залив Румилет, район мыса Чаплино, бухта Провидения и восточную часть южного побережья до района пос. Энмелен. Примечательная особенность северных гипоарктических тундр Чукотки — полное выпадение прямостоячей формы роста кустарников *Salix pulchra* и *S. lanata* subsp. *richardsonii*, даже в пойме не превышающей 20—30 см. Флоры теряют многие гипоарктические и бореальные элементы и несколько обеднены: активность гипоарктических олиготрофных видов понижается за счет усиления криофитов, что сказывается и на видовом составе более редких здесь кочкарнопушицевых тундр. Южные контуры данной подзоны обязаны своим существованием атмосферной циркуляции с сильной южной и восточной составляющей, а сама полоса плотных туманов может иметь ширину всего в несколько километров (в случае фиордовых долин значительно больше). Разница в климатических показателях с соседней подзоной средних гипоарктических тундр может заключаться в гидротермических соотношениях, например, в значительно большем годовом (или летних среднемесячных) количествах осадков при той же сумме положительных среднемесячных температур.

Подзона средних гипоарктических (= типичных) тундр занимает наибольшие площади на Чукотке, в том числе на полуострове (хотя реально приходится вычитать площади более холодных и высоких горных массивов). Особенность средних гипоарктических тундр Чукотки — преобладание по площади на увалистых водоразделах и высоких террасах горных долин с отложениями суглинков различного генезиса (и нередко по-разному интерпретируемых, частично — как лессы) кустарничково-кочкарнопушицевых (с *Eriophorum vaginatum*, в гористых районах со значительным участием *Carex lugens*) сфагновых тундр; гипоарктические олиготрофные кустарнички и низкие кустарники, в том числе *Betula exilis* и *Salix pulchra*, селятся на кочках. Кочкарные тундры двух подзон — средних и южных гипоарктических тундр — почти не отличаются, однако на экотопах с хорошим дренажем (окраины террас, склоны озерных котловин и т. п.) во второй подзоне развиты сообщества гипоарктических олиготрофных кустарников, в том числе ерниковые тундры, а на крутых многоснежных склонах нередко можно видеть значительные массивы зарослей *Alnus fruticosa*. В депрессиях рельефа обычны кустарники ив, а в поймах рек — более высокие их рощи (в крупных таликовых зонах с господством *Salix alaxensis*, *S. boganidensis*, *S. schwerinii* и даже *Chosenia arbutifolia*).

В подзоне средних гипоарктических тундр общая роль кустарниковых сообществ резко сокращена — ерники замещаются ерничками с высотой куртин *Betula exilis* 10—30 см; ольховник встречается редко и не во всех ЛФ; ивняки вне пойм встречаются сравнительно реже и, как правило, содержат нивальные элементы; ивняки из *Salix alaxensis* и *S. boganidensis* с более чахлым верхним ярусом; по срав-

нению с южными гипоарктическими тундрами возрастает роль криофильных элементов в тундровых сообществах, а вблизи «полюсов экологических осей» можно встретить сообщества вполне арктического типа, например, дриадовые и кассиопейные тундры без заметной примеси гипоарктических видов.

В правильной широтной последовательности средние и южные гипоарктические тундры сочетаются на Центральной Чукотке, однако доминирование низких кустарников и кустарничков, связанное отчасти с малоснежностью зим на Западной Чукотке, придает первым известное физиономическое сходство с «типичными» тундрами даже в прямом соседстве с предтундровыми лиственничными редколесьями. Это нередко бывает связано с «ветроударными» местоположениями, иногда — с эффектом экотона «лес—тундра» и, по-видимому, такие участки, граничащие с редколесьями, правильнее относить к «южным тундрам» по совокупности характеристик, включая соотношение широтных фракций, наличие ерниковых (кустарниковых) тундр и зарослей ольховника, характер пойменной растительности и с поправкой на амплитуду абсолютных высот. Таковы, по-видимому, все ЛФ в Анюйском нагорье, примыкающие с севера к границе лиственничных редколесий. В секторе Центральной и Южной Чукотки последняя почти целиком принадлежит к подзоне южных гипоарктических тундр (за вычетом высоко поднятых над уровнем моря участков, как, например, истоки р. Паляваам или оз. Эльгыгытгын), тогда как Центральная Чукотка, кроме полосы побережья, относится к средним. Признаком континентальности климата южной гипоарктической тундры являются спорадически встречающиеся на склонах рощицы низкой *Betula cajanderi* (обычно в сочетании со степными участками), а также чозениевые и тополевые рощи в крупных сквозных таликах поймы. Здесь всюду плакорные местоположения заняты кочкарными тундрами, а на дренированных местоположениях обычны ерниковые тундры. Наконец, в восточной части Чукотского п-ова с разнообразным гористым рельефом и разнообразной литологией (включая два флористически отличающихся района с выходами известняков) и сложной атмосферной циркуляцией южные гипоарктические тундры образуют анклавы разного размера. Их отличительные признаки: 1) незначительная роль кочкарно-пушицевых тундр; 2) доминирование кустарниковых тундр на защищенных от зимних и летних ветров склонах северных и северовосточных экспозиций, с господством ив и в отдельных районах — ольховника; 3) очень скромная роль *Betula exilis*; сокращение набора ив — отсутствие *Salix krylovii*, *S. anadyrensis*, *S. boganidensis*; 4) появление целого ряда бореальных реликтов, включая таежные амфиокеанические в Арктике (*Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Pyrola minor* и др.), сочетается с повышением разнообразия криофитов во флоре, включая стенохорные берингийские эндемики, и доминирование в тундровых сообществах ряда преимущественно американских видов и рас (*Dryas punctata* subsp. *alaskana*, *D. ajanensis* subsp. *beringensis*, *Salix brachycarpa* subsp. *niphoclada*); 5) появление в реликтовом состоянии компонентов Юконского пойменного леса: *Populus balsamifera* (Катенин, 1980; 1993), *Viburnum edule*, *Polygonum alaskanum*, *Hedysarum americanum*. К южным гипоарктическим тундрам мы относим и северо-восточный «клин» в пределах Корякского нагорья (без кедрового стланика), но с районом мыса Наварина и южной части оз. Пекульнейского связана инверсия — появление здесь крупного контура средних гипоарктических тундр; 6) в приберингийском секторе Чукотки повышается роль океанических элементов во флоре и лугово-травяных сообществ в растительности.

Наконец, мы вслед за В. Б. Сочавой выделяем в качестве самостоятельной подзоны, уникальной для северо-восточно-азиатского сектора, подзону крупных стла-

ников с дифференциальным видом *Pinus pumila* (из секции *Cembrae* подрода *Haploxylon*); значительную роль здесь также играют *Betula middendorffii* (*B. divaricata*) и *Alnus fruticosa*, но последний местами играет заметную роль и в подзоне южных гипоарктических тундр. *Pinus pumila* обладает в благоприятных условиях огромной ценотической мощью, образуя труднопроходимый ярус до 5—6 м выс., трактуемый частью авторов как формация темнохвойной тайги (Сочава, 1956; Беликович, 2001), хотя правильнее сопоставлять ее с формацией стлаников, характерной для верхней окраины пояса темнохвойных лесов и субальпийского (подгольцового) пояса на бореально-альпийском градиенте; сопоставление с кустарниковыми тундрами (Александрова, 1977; Матвеева, 1998) также едва ли правомерно. По существу это подгольцовый пояс востока Северной Азии, занявший зональные позиции на определенном этапе похолодания климата. По теплообеспеченности лета (сумме положительных среднемесячных температур) подзона крупных стлаников не отличается от полосы приколымских лиственничных редколесий; отличия касаются годовой суммы осадков и их распределения по сезонам (циклоническая бурная зима с оттепелями и ветровым переносом снега). В распределении местообитаний между разными стланиками *Pinus pumila* захватывает участки с глубоким протаиванием и прогревом субстрата (большей частью легкого механического состава), ольховник — более снежные, позднее протаивающие склоны, *Betula middendorffii* — места пожаров; что же касается суглинистых влажных террас — здесь развиты кочкарные тундры несколько иного облика — с *Carex globularis*, более высокими кустарничками, иногда — угнетенным подростом трех упомянутых видов стланика.

Бореально-арктический (таежно-тундровый) экотон

Основной, самый значимый ботанико-географический рубеж в пределах создаваемой сети пунктов мониторинга проходит между циркумполярными Арктической и Бореальной областями. Ранг его частью исследователей понижается до такового подобласти (Камелин, устное сообщение в 2003) или провинции (Тахтаджян, 1978) либо же трактуется как состоящий из аналогичных межпровинциальных рубежей самостоятельных аркто-бореальных провинций. При этом наша сеть ориентирована на охват биохорологического (фитохорологического) разнообразия Азиатской Арктики, тогда как отдельные пункты из Бореальной области привлекаются для сравнения и выявления флористической специфики Арктики — завершения широтных профилей.

В двух предыдущих статьях (Юрцев и др., 2001, 2002) мы при сравнении разных долготных секторов Азиатской Арктики (в ранге подпровинций АФО) включали данные по не арктическим ЛФ (таежным и крупностланиковым), которые в принятой здесь системе терминов, соответствующей международной, могут именоваться субарктическими. На данном этапе необходимо определить объем флоры, без включения в нее видов и подвидов, пока не найденных в Арктике (по крайней мере, в рамках данной сети мониторинга).

Начнем с общей концепции биогеографических границ (рубежей), где в норме должна происходить смена географически замещающих (корреспондирующих) комплексов видов (в нашем случае бореальных и арктических). Вместе с тем стало прописной истиной утверждение, что фитохории разграничены не по линейке — экологические амплитуды корреспондирующих видов перекрываются, т. е. налегают в зоне контакта, образуя экотон. Таким образом, возможность сосуществования

замещающих видов и их комплексов шире той, что реализуется в природе — непосредственной причиной смены зачастую является экологический контраст по каким-то третьим факторам либо неодинаковая конкурентоспособность, усиленная симбиотическим альянсом. Так, смена бореальных видов арктическими большей частью осуществляется в широкой полосе экотона, что может ускоряться неодинаковым отношением тех и других к органогенной «подушке», кислотности почвы, что иногда ясно заметно. Так, на левобережье р. Малый Анюй в истоках р. Баимки на сопках, сложенных юрскими базальтами, травяно-кустарничковый ярус в редколесьях *Larix cajanderi* поддерживает набор типичных компонентов цветковых богаторазнотравно-кассиопейной тундры (с *Cassiope tetragona*). В том же поясе на гранитоидах в лиственничниках с *Pinus pumila* кустарничково-лишайниковых можно было видеть всего несколько видов кустарничков и кустарников, из трав — лишь полупаразитирующего на березке *Pedicularis labradorica*. Достаточно насыщен горнотундровыми видами и травяно-кустарничковый ярус лиственничников и ольховников на базальтовом плато Путорана. Это объяснимо эвтрофностью многих горнотундровых трав и кустарничков, тогда как крайняя выщелоченность почв Гипоарктического пояса препятствует широкому расселению эвтрофных криофитов. Отсюда структура зоны бореально-арктического экотона двойная: в северной полосе фон образуют тундровые виды с вкраплением островков редколесий («северная лесотундра»), южнее соотношение обратное; другой характерной чертой лесотундрового экотона является регулярное участие в нижних ярусах сообществ деревьев арктоальпийских видов трав и кустарничков, в основном исчезающих еще южнее. Аналогичные соотношения подмечены в подгольцовом поясе горного узла Сунтар-Хаята (Юрцев, 1964, 1968) и генерализованы как наиболее общий критерий выделения субальпийского экотонного пояса там, где наличие субальпийских стлаников или высокотравья наблюдается лишь на некоторых экотопах или же они отсутствуют. Это подтверждено в дальнейшем наблюдениями в разных горных системах северо-американских Кордильер, гор Южной Сибири, внутренней Азии. При этом смена криофитов некриофитами «размывается» наличием комплекса гемикриофитов, находящих свой оптимум как раз в полосе экотона.

Существуют разные подходы к логическому оформлению этих соотношений в системе зональности или поясности (одномерное районирование): 1) зона или пояс экотона делится между арктической (тундровой, альпийской) зоной и бореальной поровну: южная (нижняя) лесотундра включается в бореальную, северная (или верхняя) — в арктическую или альпийскую; 2) весь экотон присоединяется к северной или верхней зоне — бореальная фитохория остается очищенной от криофитных примесей; 3) весь экотон придается к бореальной зоне или поясу, оставляя арктическую или альпийскую зону (пояс) более или менее монолитной; 4) экотон объявляется самостоятельной субарктической зоной; 5) зона аркто-бореального экотона продлевается к северу за пределы границы редколесий в рамках распространения и высокой активности гипоарктических и аркто-бореальных видов не деревьев, с пиком как раз у северной границы леса. Каждый из перечисленных подходов имеет свои резоны. Авторы статьи как представители науки о тундрах приурочивают главный рубеж к физиономически наиболее значимой границе северных редколесий, оставляя в составе Арктики холодную безлесную зону, противостоящую всем остальным (не аридным) территориям планеты, прежде всего, с экстремальным холодным климатом (от регионального до наноклимата отдельной кочки или «подушки»), сокращенным периодом вегетации, сжатием витасферы и фитостромы, ступенями которого и являются подзоны тундровой зоны, также с универсальным холодильником «вечной мерзлоты» и т. д. Здесь существенно видоизме-

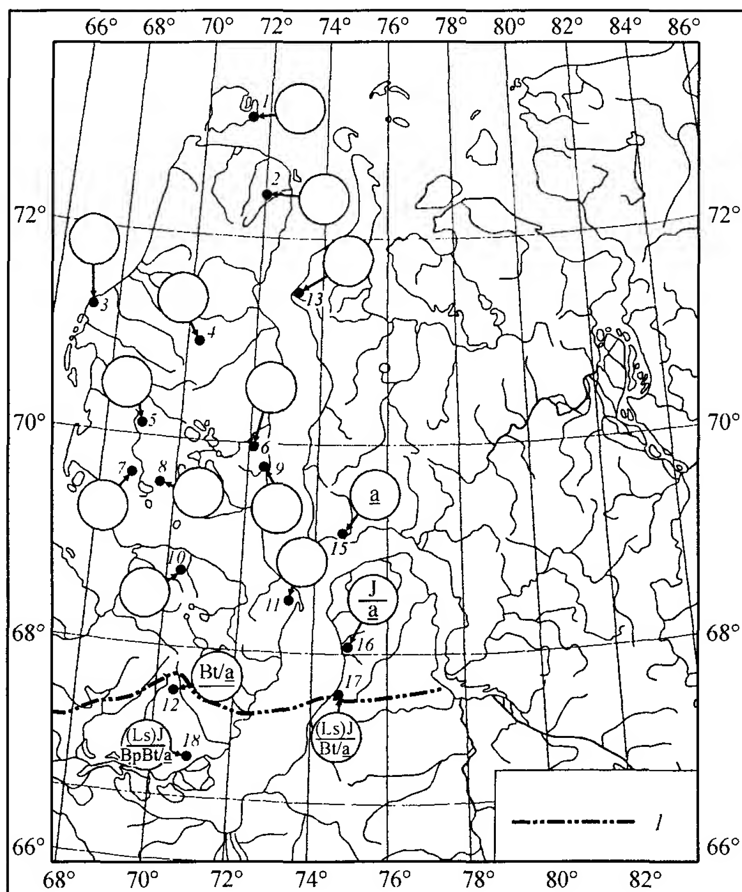


Рис. 4. Распространение хвойных, лиственных древесных (внепойменных и пойменных) видов и кустарниковой ольхи в Ямало-Гыданской подпровинции Арктической флористической области.

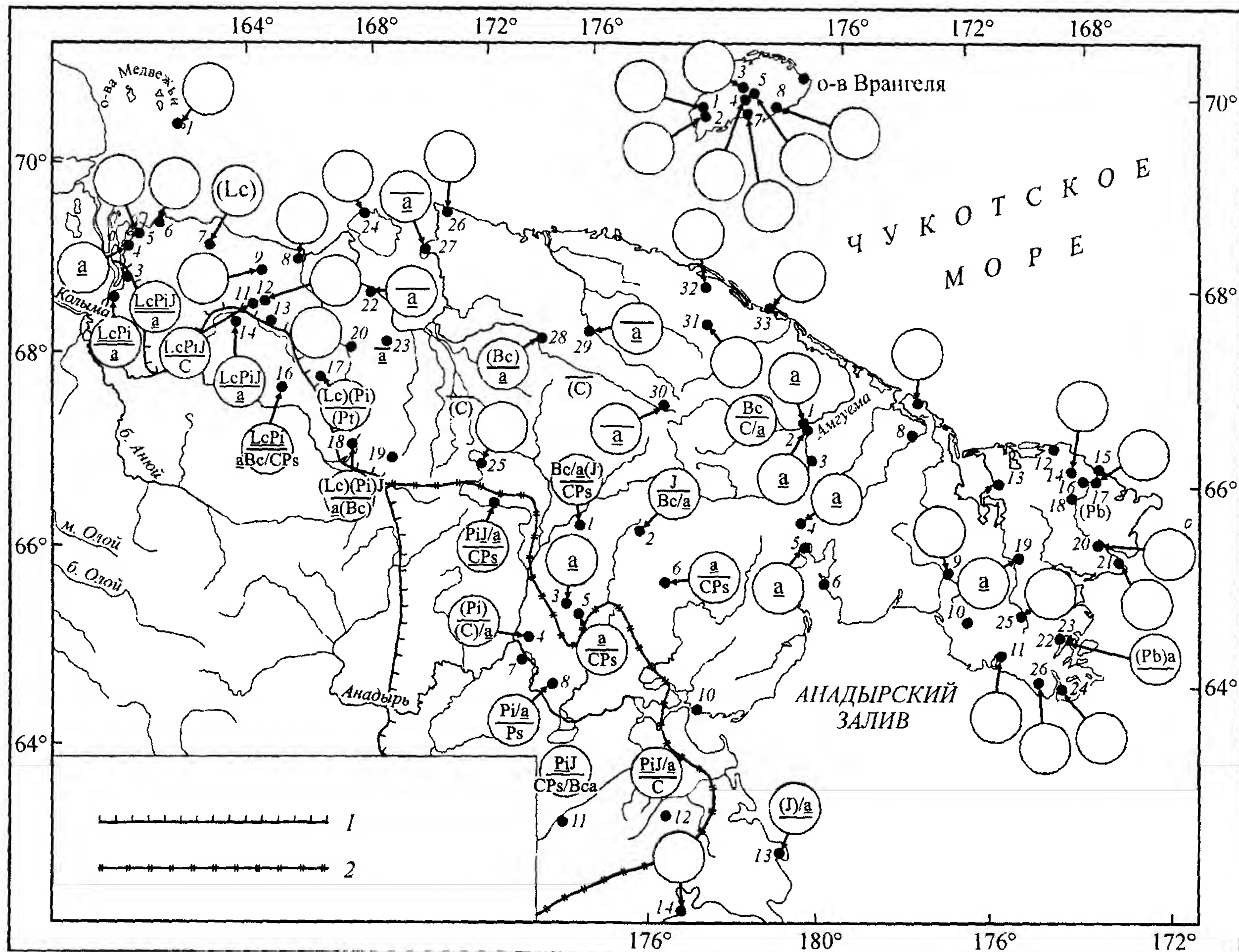
Названия пунктов мониторинга, как на рис. 1. Древесные породы: Bt — *Betula tortuosa*; Bp — *B. pubescens*; a — *Alnus fruticosa*, Ls — *Larix sibirica*; J — *Juniperus sibirica*.

няются факторы, модусы и направления эволюции, что находит свое отражение и в спектре жизненных форм, в частности в спектре деревянистых растений — явных потомков лесных деревьев, с примитивным механизмом загрузки и разгрузки тонких жилок (Гамалей, 2000). Особенный контраст с соседней циркумбореальной областью определяется практическим отсутствием в АФО вне упомянутого экотона целого отдела голосеменных — как раз того мегафилума, что определяет лицо бореальной (таежной) зоны. Что же касается эндемизма АФО, то он количественно не очень велик и невысокого ранга (чего же еще можно ожидать от флоры молодой природной области?), но тем не менее существует и в благоприятных условиях (о-в Врангеля) превышает 30 видов (свыше 80 видов в Чукотской провинции). При этом многие эндемики АФО — циркумполярные или другие эврихорные виды. Наши данные о распределении видов деревьев (в любой форме роста, любом состоянии и возрасте) на территории Азиатской Арктики в пунктах мониторинга (рис. 4, 5) подтверждают вышеприведенное утверждение о том, что хвойные в Арктике в основном не выходят за пределы экотона, ограничиваясь пограничными с ним ландшафтами и их ЛФ.

На рис. 5 отражено распределение в сети пунктов (43) мониторинга 3 комплексов древесных растений: I — хвойный (*Larix cajanderi* — дерево, наиболее устойчивое к ультраконтинентальному климату и многолетней мерзлоте; *Pinus pumila* — кедровый стланик; оба из сем. *Pinaceae*); II — березово-древесный (*Betula cajanderi* из секции *Verrucosae*, сем. *Betulaceae*: небольшие рощицы низких деревьев в западинах южных склонов, чередующиеся со степными выступами; в крайних условиях кусты до 2 м в ярусе кустарников, «подстриженные» ветрами и лосем; в верховьях р. Малый Кепервеем на степном южном склоне встречены стерильные корнеотпрысковые клоны осины *Populus tremula*); III — пойменные древесные *Salicaceae* в таликовой зоне пойм крупных рек: 3а) *Chosenia arbutifolia* (основной доминант верхнего древесного яруса); 3б) — *Populus suaveolens* (менее толерантный к холодному климату, более редкий, усиливается на более поздней стадии «мезосерии»). На картосхеме не показаны еще 2 комплекса древесных *Salicaceae* из рода *Salix*: 3в) *Salix udensis*, *S. schwerinii* (невысокие немногоствольные деревца таликовых зон, более обычные, чем чозения); 3г) *Salix alaxensis*, *S. boganidensis* (иногда достигающие размеров видов группы 3в, но менее чувствительные к условиям таликов, более холодостойкие горные виды, нередко выходящие за пределы поймы). Значком «а» отмечены пункты, где встречается *Alnus fruticosa* — характерный вид подзоны южных гипоарктических тундр, редко заходящий и в подзону средних. Значком «Pb» показаны реликтовые местонахождения американского бореального вида *Populus balsamifera* (стерильные корнеотпрысковые клоны; см.: Катенин, 1980, 1993).

На картосхеме рис. 5 отображена смена ситуаций с запада на восток в последовательных секторах экотонной полосы. «За кадром» остаются болотистое низменное побережье и дельта р. Колымы с редколесьями угнетенной *Larix cajanderi*. В следующем секторе (Анюйское нагорье с его северными отрогами) северная окраина арктобореального экотона образована хвойным комплексом с доминированием *Larix cajanderi*, местами на южных склонах — *Pinus pumila*. Подзональная ситуация варьирует от лесотундры, где небольшие рощицы лиственницы и контуры кедрового стланика на склонах разделены фоновыми тундрами, до охарактеризованной выше южной гипоарктической тундры с вкраплением хвойных в защищенных, хорошо дренированных экотопах. Полоса эта узкая и быстро сменяется «чистой» тундрой. Примером локального заноса на небольшое расстояние является нахождение чахлых ветровых форм лиственницы в верховьях р. Лельвергыргын (рис. 3, 7). Склоновые рощицы березы не встречены (но есть одна находка порослевой осины), пойменные рощицы тополя и чозении очень редки.

С поворотом границы лиственничных редколесий на юг при приближении к Чукотскому морю, к югу от 66° с. ш. господство в экотоне к западу от хр. Пекульней переходит к *Pinus pumila* и *Alnus fruticosa*, *Larix cajanderi* исчезает; на южных склонах под защитой от восточных ветров с Берингова моря (главного источника осадков) встречаются реликтовые степные сообщества с *Artemisia frigida*, на пойменных таликах обычны рощи чозении, иногда с примесью тополя, севернее — в области стыковки меридионального хр. Пекульней с основным массивом Чукотского нагорья (Центральной Чукотки) из хвойных остается только *Juniperus sibirica*; вместе с ним на южных склонах встречены рощицы низкой *Betula cajanderi* в сочетании со степными сообществами на выступах склонов; в поймах крупных горных рек, помимо обычных *Salix alaxensis* и *S. boganidensis*, встречаются чозениевые рощи, иногда с *Populus suaveolens*, *Salix udensis*, *S. schwerinii*. В более глубоких межгорных котловинах и долинах Центральной Чукотки эта ситуация (континентальный вариант южной гипоарктической тундры) распространяется на реки левобережья р. Амгуэмы (включая Телекайскую рощу: Кожевников, 1974) вплоть до



о-ва Медвежьи
о-в Врангеля
ЧУКОТСКОЕ
МОРЕ
АНАДЫРСКИЙ
ЗАЛИВ
Колыма
б. Анюй
м. Олой
б. Олой
Анадырь
Амгуема
(Lc)
LcPiJ/a
LcPi/a
LcPiJ/C
LcPiJ/a
LcPi/aBc/CPs
(Lc)(Pi)/(Pt)
(Lc)(Pi)J/a(Bc)
(Bc)/a
(C)
Bc/a(J)/CPs
J/Bc/a
Bc/C/a
PiJ/a/CPs
(Pi)/(C)/a
a/CPs
Pi/a/Ps
PiJ/CPs/Bca
PiJ/a/C
(J)/a
(Pb)
(Pb)a
1
2

устья р. Якитыки, а своеобразный вариант с *Betula cajanderi* в форме роста кустарника, но с менее пышными пойменными ивняками и с наиболее богатыми степными колониями встречен в среднем течении р. Паляваам (Юрцев, Кучеров, 1993). Контакт со средними гипоарктическими тундрами сложный: южные их контуры приурочены к более высоким горным поднятиям и к правобережью р. Пегтымель, расположенной севернее. Общий вывод из вышеприведенного обзора: резкий характер арктического (тундрового) фланга арктобореального экотона, образованного *Larix cajanderi* и *Pinus pumila*.

Известно, что раннеголоценовое потепление климата Восточной Сибири (еще при неполном затоплении шельфа) ознаменовалось экспансией к северу белой березы (обильные макроостатки на п-ове Карчык, о-ве Б. Раутан на западной Чукотке), тогда как лиственница обеспечила вторую, более позднюю волну (Юрцев, 1986). Любопытно, что выдвижение *Betula cajanderi* в Чукотскую тундру ныне прослеживается лишь на Центральной Чукотке (с более глубоким снегом и иным распределением осадков), что следует учитывать при реконструкции ландшафтно-климатических условий раннего голоцена.

В Западно-Сибирской Арктике (в долготном секторе: п-ов Ямал — западные районы Тазовского и Гыданского полуостровов (рис. 4)) подзональная ситуация проще. В северной лесотундре 2 ЛФ: Сюнай-Сале (пункт 18) и Хадыта, расположенная севернее (пункт 12); кроме того, относимый сейчас к южной гипоарктической тундре район пос. Ямбург на Тазовском п-ове приобрел более северный облик под воздействием горнодобывающей промышленности; здесь сохранились (как видно из рис. 4) *Larix sibirica*, *Juniperus sibirica* и *Betula tortuosa*. В Сюнай-Сале эти же породы образуют лесные рощицы, кроме *Betula tortuosa* отмечена и *B. pubescens*. В Хадыте «лески» образованы одной *B. tortuosa*. Северная лесотундра реконструируется также и в окрестностях пос. Лайяха на Тазовском п-ове, где сейчас сохранились *Juniperus sibirica* и *Alnus fruticosa*. В целом же продвижение древесных хвойных и берез от предполагаемой границы леса очень невелико.

На Таймыре в единственной ЛФ из подзоны южных гипоарктических тундр (Кресты) встречена *Larix sibirica* (как вид), а в районе лиственничного о-ва Ары-Мас — *L. gmelinii*; ольховник — в этих же ЛФ и на р. Бикада. Небольшие анклавы зарослей ольховника встречены к западу от Таймырского оз. (Боотанкага) и севернее; рослые многоствольные деревца *Salix alaxensis* — на востоке Бырранги.

Если исключить из общего списка сети ЛФ Арктической Азии ЛФ, явно выходящие за пределы АФО, мы получим компактную региональную флору соответствующего сектора Арктики, а исключаемые виды являются негативно-дифференциальными или негативно-кодифференциальными видами. В то же время планируемое нами доукомплектование сети пунктов мониторинга БР восстановит часть исключенных видов и, конечно, пополнит список дифференциальными элементами, в первую очередь эндемичными. Операция удаления бореальных (или, точнее, экотонных) флор затронула 2 ЛФ на Ямале (Сюнай-Сале и Хадыта), 1 — на Таймыре (Ары-Мас), 3 — в Континентально-Чукотской подпровинции (Черский, Петушки, Билибино), 3 — в Южной Чукотке (экотон из крупностланиковой подзоны). Как и следовало ожидать, иногда исключенные в той или иной подпровинции как

Рис. 5. Распространение некоторых видов деревьев, кустарников и стлаников в Чукотской тундре и на соседних участках в пунктах сети мониторинга.

Обозначения номеров пунктов, как на рис. 3. Древесные породы: хвойные: Lc — *Larix cajanderi*, Pi — *Pinus pumila*, J — *Juniperus sibirica*; лиственные, внепойменные: Pt — *Populus tremula*, Pb — *P. balsamifera*; пойменные: C — *Chosenia arbutifolia*, Ps – *Populus suaveolens*; a — *Alnus fruticosa*.

«чуждые Арктике» виды в других секторах устойчиво существуют на тундрово-арктической территории, поэтому чистый прирост видового разнообразия от включения окраинных редколесий сравнительно невелик — насколько он отражается довольно «жидкой», разреженной сетью мониторинга (определить эту степень — одна из задач нашего проекта).

Так, на Ямале почти весь избыток нетундровых видов дает включение ЛФ Сюнай-Сале: исключению подлежат 49 видов (12.66 % от общей региональной флоры подпровинции), из них не повторяются в лесотундровых флорах других секторов *Lycopodium annotinum* s. str., *Potamogeton natans*, *Agrostis borealis*, *Phleum commutatum*, *Beckmannia borealis*, *Carex magellanica* subsp. *irrigua*, *Juncus buffonius*, *Salix dasyclados*, *S. myrsinifolia*, *Geum rivale*, *Sorbus sibirica*, *Alchemilla murbeckiana*, *Ribes glabellum*, *Pedicularis ochroleuca*, *P. palustris* subsp. *karoi*, *Lonicera caerulea* subsp. *altaica*, *Ptarmica salicifolia*, *Rhinanthus minor*, *Hieracium congruens*, *H. delabratum*, *Senecio nemorensis*, *Tripleurospermum subpolare* (этот 21 вид вошел и в общий список для 6 подпровинций). Часть видов — общие для других подпровинций, многие (свыше 20) известны из других подпровинций АФО (*Carex glacialis*, *Ranunculus repens*, *Loiseleuria procumbens*, *Cirsium helenioides* и др.). Наконец, небольшая часть таксонов исключается из дальнейших операций ввиду неполноты определения (например, виды без уточнения подвидов).

На Таймыре исключению из арктического списка подлежат таксоны, найденные только в ЛФ Ары-Мас в уникальном лиственничном редколесье. Всего исключается 50 видов (10.12 % общего списка флоры подпровинции, в последнее время существенно (свыше, чем на 30 видов и подвидов) пополненного Е. Б. Поспеловой и И. Н. Поспеловым (письменное сообщение)). В Таймырском лесотундровом списке особенно много видов, обычных в типично арктических флорах других секторов Азиатской Арктики, таких как *Equisetum palustre*, *Carex capitata*, *C. krausei*, *Juncus albescens*, *Betulla exilis* (?), *Lychnis sibirica* subsp. *samojedorum*, *Draba borealis*, *Chrysosplenium tetrandrum*, *Rubus arcticus*, *Vicia cracca*, *Epilobium anagallidifolium*, *E. arcticum*, *Diapensia obovata*, *Pyrola incarnata*, *Chamaedaphne calyculata*, *Adoxa moschatellina* и др.

В списки по двум подпровинциям попала *Lemna trisulca*. Из видов, не представленных в ЛФ остальных подпровинций, отметим *Larix gmelinii*, *Roegneria turuchanensis*, *Juncus longirostris*, *Delphinium cheilanthum*, *Saxifraga bronchialis* (итого 5 видов); часть видов отсортирована компьютером из-за неточного цитирования (без обозначения подвида).

В Чукотской провинции лесотундра отсутствует на о-ве Врангеля и в Берингийско-Чукотской подпровинции. В Континентально-Чукотской подпровинции список видов, отмеченных только в исключаемых северотаежных и лесотундровых флорах насчитывает 10 таксонов, среди которых не дублированы в остальных подпровинциях *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Elytrigia jacutorum*, *Hierochloë sibirica*, *Poa filiculmis*, *Poa stepposa*, *Carex diandra*, *C. media*, *C. cespitosa*, *C. pallida*, *Rubus sachalinensis*, *Anemone sylvestris* subsp. *ochotense*, *Batrachium aquatile*, *B. circinatum*, *Caltha palustris*, *Rhododendron aureum*, *Sedum aizoon* subsp. *kamtchaticum*, *Calla palustris*, также *Carex bonanzensis*, *Eriophorum gracile*, *Thalictrum foetidum*, *Zygademus sibirica*, *Gentiana plebeia*, *Linaria acutifoloba*, *Veronica incana*, *Artemisia dracunculus*, *A. gmelinii* subsp. *scheludjakoviae*, *Campanula* aggr. *rotundifolia* и др., итог составляет в целом 40 видов и подвидов. Значительная их часть ограничена долинами р. Колымы и ее крупных правых притоков Большого и Малого Анюя; появление же в списке некоторых таксонов объясняется неточной идентификацией (без уточнения подвида).

Наконец, в Южной Чукотке исключение 3 экотонных (крупностланиковых) ЛФ также чревато сокращением списка на 61 вид и подвид (9.15 % от общего списка). Среди них не дублированы в других подпровинциях *Pinus pumila*, *Agrostis gigantea*, *Alopecurus glauca*, *Carex falcata*, *Subularia aquatica*, *Caltha arctica* subsp. *sibirica*, *Caltha natans* (?), *Artemisia frigida*; значительно больше таких, что дублированы в составе Континентально-Чукотской подпровинции: *Beckmannia sysigachne*, *Salix bebbiana*, *S. udensis*, *S. pseudopentandra*, *Rumex sibiricum* s. l., *Smelowskia alba*, *Spiraea salicifolia*, *Menyanthes trifoliata* и др. Как и в других подпровинциях, часть исключаемых видов заносные (адвентивные).

Если исключить виды, которые в каких-либо частях Азиатской Арктики сохраняются не в аркто-бореальном экотоне, получим список 91 чуждых Арктике видов и подвидов, т. е 8.58 % от общего списка — из них, впрочем, 7 случайных (не точно идентифицированных) таксонов и 8 заносных (аборигенных 46). Следует помнить, что все подсчеты ведутся на выборке из 96 ЛФ для апробации методики и выяснения представительности довольно большой выборки; по завершении методической обработки серии будут заполнены замеченные пробелы в выборке и расчеты повторены на более полном материале.

Кластеризация лесотундровых ЛФ пунктов мониторинга (4 подпровинции) на фоне кластеризации всей совокупности ЛФ сети мониторинга показала: 1) при сопоставлении одних лесотундровых (в широком смысле) флор по полному набору видов (мера сходства Съеренсена—Чекановского) образуется 3 кластера: лесотундровый Ямальский (ЛФ Сюнай-Хале и Хадыта на уровне сходства около 0.73), нижнеколымский (ЛФ Черский и Петушки на том же уровне сходства и примкнувшая к ним на уровне сходства около 0.61 северотаежная флора Билибино (бассейн р. Малый Анюй)) и крупностланиковый пекульнейский, включающий 2 флоры западного макросклона хр. Пекульней (бассейн р. Анадыря) с уровнем сходства свыше 0.75 и примыкающая ЛФ Мухоморный со сходством 0.67; 2-й и 3-й кластеры соединяются на уровне 0.38, но до этого принимают Таймырскую «непарную» флору Ары-Маса: при использовании меры Съеренсена-Чекановского Таймырская флора примыкает к Колымско-Анадырской паре кластеров (0.49), при использовании меры Симпсона ЛФ Ары-Мас сначала присоединяется к Ямальскому кластеру на уровне сходства 0.53; 2) при «тотальном» сравнении всех 60 ЛФ Чукотки по полному видовому составу (мера сходства Съеренсена-Чекановского) все «лесотундровые» ЛФ попадают в 1 из 5 суперкластеров — суперкластер II. Последний объединяет континентальные, не выходящие к морю, части Анюйского и Чукотского нагорий начиная с двух лесотундровых ЛФ на правобережье р. Колымы (кластер 3), далее — примыкающую к границе редколесий часть Анюйского нагорья, ЛФ Билибино (кластер 5) на запад от южнотундровой ЛФ Верхний Илирней и затем еще 2 кластера — обширный кластер 7: хр. Пекульней (меридиональный отрог Чукотского нагорья) с прилегающими долинами р. Танюрер и Белая (левые притоки р. Анадырь) и низкогорьями и более северный кластер 6 из двух разобщенных субкластеров: 6.1 — ЛФ средний Паляваам и 6.2 — 2 ЛФ: Амгуэма-мост и пос. Геологический. К крупностланиковой лесотундре относятся 3 ЛФ западного континентального макросклона хр. Пекульней: Северный Пекульнейвеем, Южный Пекульнейвеем и Мухоморный на р. Энмываам (правый исток р. Белой), все остальные ЛФ принадлежат подзоне южных гипоарктических тундр. Более полный и подробный многоступенный кластерный анализ будет представлен в одной из следующих статей этой серии.

Таким образом, лесотундровые (экотонные) ЛФ не образуют монолитного целого, а группируются по составу видов с соседними южнотундровыми флорами соответствующего сектора. Хвойные и лиственные древесные виды представляют

дифференциальный элемент бореально-арктического экотона, состав их специфичен для каждого сектора. Общим для всей Азиатской Арктики и соседних территорий Восточной Евразии и запада Северной Америки является *Alnus fruticosa*. Подчеркнем также, что подавляющее большинство исключаемых в связи с удалением лесотундровых ЛФ видов и подвидов — в первую очередь собственно бореальные, хотя немало среди них и гипоарктических; криофитов очень немного, это в первую очередь низкоарктические виды.

Доукомплектование набора ЛФ сети мониторинга. Факторы богатства ЛФ

Продолжая апробацию методики сравнительного таксономического и типологического анализа 60 ЛФ сети мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики в соответствии с разработанными ранее планом и алгоритмом многоуровневого анализа (Юрцев и др., 2001), мы одновременно расширяем набор вводимых в базу данных ЛФ. Предполагается через некоторое время повторить анализ совокупности 130—140 ЛФ, чтобы оценить представительность и надежность результатов анализа. В этом сообщении мы приводим некоторые данные о таксономической структуре и факторах богатства ЛФ, адресуясь прежде всего к данным по ЛФ Чукотки — Азиатской Берингии. Несмотря на значительность анализируемой выборки из 96 ЛФ, мы сталкиваемся с тем, что некоторые дифференциальные виды, в том числе эндемики Азиатской Берингии, не попали в библиотеку базы данных, представляющую объединение введенных ЛФ.

Пополнение базы данных (БД) в наименьшей мере затронуло Ямальско-Гыданский сектор и не коснулось пока ЛФ о-ва Врангеля. В этом разделе мы ставим 2 задачи: 1) предварительно оценить особенности таксономических (а в дальнейшем и типологических) структур самых богатых на видовом уровне флор; 2) выявить ландшафтные особенности территории этих ЛФ, в том числе их размеры; также, если возможно, 3) особенности их природной истории; 4) учесть также степень изученности.

На Таймыре, где в его центральной и восточной части большинство изученных ЛФ находятся в подзонах средних и северных гипоарктических тундр (тогда как на западе полуострова — в северных арктических), самой богатой считалась лесотундровая флора Ары-Мас (281 вид — сейчас список возрос до 306), но сама территория под угрозой исключения из АФО как анклав субарктических редколесий. Но изучены 2 ЛФ — р. Фадьюкуда и Верхняя Таймыра — обе несколько западнее устья р. Верхний Таймыры, на южном макросклоне Бырранги; первая насчитывает 316 видов (она введена в базу данных и подлежит анализу), вторая — 306. Из прочих ЛФ в сеть мониторинга введена ЛФ Яму-Тариды, ставшая классической после основательных работ А. И. Толмачева (1932—1935), с 209 видами и ЛФ р. Бикады (бывшая Яму-Нера, также классическая) с 278 видами, включена также ЛФ р. Большая Боотанкага с 265 видами. Если учесть, что средний уровень видового разнообразия в Таймырской подпровинции был 174, это существенно повышает сам уровень, а максимальное видовое разнообразие с 262 (281) до 315; соответственно повышается и максимальный уровень разнообразия родов до 111, семейств — до 37; ЛФ Бикады по всем показателям на втором месте (101 род, 35 семейств), Большой Боотанкаги — на третьем (101 род, 35 семейств); самая бедная ЛФ в этом ряду — Яму-Тарида — насчитывает 209 видов, 82 рода, 29 семейств. По данным Е. П. Поспеловой, территория ЛФ Фадьюкуды включает фрагменты 5 ландшафтов, в том

числе передовой гребень и южный макросклон среднегорья Путораны, юм и подножье, высокие террасы и пойму р. Фадьюкуды; смешаны карбонатные и терригенные слабо кислые породы. Поспеловы обнаружили здесь рефугиум растительности криоаридного этапа позднего плейстоцена со степной *Carex duriuscula*, *Artemisia sericea*, *Potentilla anachoretica* и рядом других. Весьма разнообразен и емок также ландшафт Бикады и прилегающих частей Бырранги; здесь впервые собрана *Oxytropis putoranica* из секции *Baicalia*.

Подробный анализ ландшафтной дифференциации ЛФ Восточного и Центрального Таймыра провела Е. Б. Поспелова (2002), установившая самую тесную зависимость видового разнообразия (ВР) с разнообразием ландшафтов, а также флористическую значимость полосы экотона на стыке гор и равнины, особенно подножий склонов южной экспозиции (см. также анализ сходной ситуации на подножье южного макросклона гор Сомнительных на о-ве Врангеля (Юрцев, 1998а)). На фоне пестроты ландшафтов с их КФ показано, насколько может изменяться растительность одной подзоны в зависимости от набора местоположений и биотопов.

Связь между ВР и ландшафтными условиями на полуостровах Ямале, Гыдане и Тазовском (также на фоне подзональных смен) показана О. В. Ребристой (2000) и О. В. Хитун (2003). Так, более древние равнины с высокими террасами с отложениями как суглинков, так и песков характеризуются более высоким ВР (в той же подзоне), с присутствием криофильных эвтрофных реликтов, причем эта закономерность усиливается на Гыданском п-ове при приближении к Енисею. Остановимся несколько подробнее на факторах увеличения таксономического (в первую очередь видового) разнообразия, насколько они проявляются в Чукотской провинции, на материале ЛФ 4 подпровинций. Но прежде всего постараемся систематизировать эти факторы, разделив их на 2 основные группы, между которыми существует сложный баланс (соотношения).

<u>А. Факторы наращивания (или компенсации снижения) видового разнообразия.</u>

А1. Контрастная природная (в том числе ландшафтно-климатическая) история, имевшая место на региональном (если не планетарном) уровне и проявлявшаяся обычно в ритмичных (иногда направленных) изменениях гидротермической характеристики климата, сдвигах зональности и т. д.

А2. Как следствие вымирания популяций части видов растений при крупных изменениях среды или заселения вновь образовавшихся участков суши — заполнение освободившихся или новообразованных экологических ниш посредством одного из трех процессов, перечисленных в порядке возрастания их характерного времени: а) маневрирование локальных популяций — заполнение «мест под солнцем», где снята конкуренция, и диверсификация, экотипическая дифференциация популяций сохранившихся видов: подгонка к экологическим условиям посредством микроэволюции и дизруптивного отбора (при крупных изменениях климата может резко измениться активность и сочетаемость видов); некогерентная эволюция в случае катастрофического уничтожения покрова; б) иммиграция других (в том числе обитающих на удаленных территориях) видов с дополнительной тонкой юстировкой под местные условия: чем больше типов и классов (= групп типов) экотопов освоил заранее вид, тем выше его преадаптированность к непредсказуемым изменениям среды (ту же функцию могут выполнять верхние пояса растительности на горной территории); в) расо- или видообразование *in situ*, с включением быстро действующих механизмов эволюции (апомиксиса, аллополиплоидии и др.).

Б. Факторы поддержания актуального видового разнообразия (или наращивания его).

Б1. Непрерывность существования видов и их флороценотических комплексов, по крайней мере, на региональном уровне — возможность маневрирования популяций в связи с природными ритмами изменений климата.

Б2. ВР зависит и от возраста флоры (накопление структурно-функциональных изменений за значительный срок; существенны данные о числе пережитых циклов с чередованием периодов высокой активности и экспансии вида с критическими периодами для его существования, что создает стимул к видообразованию): Б2.1 — в свою очередь, результативность такой экспансии отчасти зависит от состояния географических популяций вида и наличия потенциальных плацдармов для его расселения и «каналов» миграции; Б2.2 — выживание в критические периоды косвенно зависит от наличия потенциальных рефугиумов и потенциальных habitat niches.

Б3. Важный фактор — разнообразие (геогенных) энтопиев: форм рельефа и литологических комплексов (важно сочетание выходов кислых пород, субнейтральных и карбонатных, а также ультраосновных и засоленных субстратов морского и терригенного генезиса — от термоминеральных источников, «арктических такыров»; на равнинах также сочетание глинистых, песчаных и скелетных субстратов). Среди энтопиев («местоположений») важно различать облигатные (регулярно повторяющиеся, «ординарные») экотопы и редкие или даже уникальные, как-то: термоминеральные источники, останцовые скалы среди равнин. Иногда резко расчлененный береговой (приморский) рельеф дает неповторимое сочетание фрагментов разных ландшафтов, как это имеет место на юго-востоке Чукотского п-ова. Все это увеличивает пространственное разнообразие местообитаний, которое может проявиться на уровне микроэкотопов (фаций, сообществ), мезоэкотопов (урочищ, комбинаций экологически сходных сообществ с одним и тем же доминирующим фактором, например, избыточным накоплением или сдуванием снега), но также макроэкотопов (местностей, таких как песчаный о-в Большой Раутан в Чаунской губе в 5 км от Певекского п-ова). Среди регулярных экотопов разного уровня есть более или менее повсеместные (как-то: поймы, склоны долин, водоразделы) и нерегулярные, такие как морские побережья, часто имеющие статус местности или даже урочища, но отсутствующие в глубине материковой суши (хотя некоторые приморские галофиты могут быть встречены при устье рек на берегах озер или в поймах рек, питаемых минеральными источниками, или на обнажениях морских осадков).

Б4. Предполагается, что ландшафт (территория КФ) существует при едином макроклимате, но регулярное исключение представляют горные поднятия с поясностью (= вертикальной зональностью) растительности, также анклавы более южной или более северной растительности, либо морские побережья с четким градиентом климата. Еще чаще различия в климате проявляются на мезоуровне, например, на склонах сопок, сходных попарно: южной и западной или северной и восточной экспозиции. Эффект экотона может проявляться и на равнине, где постепенные изменения климата приводят к качественным сменам растительных комплексов. Таким образом, эффект смены макроклиматов, в норме проявляющийся на региональном уровне, может проявляться и детально изучаться и на уровне ландшафта (уровни КФ и ЛФ), причем важную роль в этом приобретают растительные компоненты ландшафтов и экосистем.

Б5. Если есть основания предполагать, что в прошлые геологические эпохи с изменением климата сменялись фоновая растительность и парциальные флоры: при существенных контрастных сменах климата реликтовые комплексы видов могли

сохраняться благодаря случайному стечению обстоятельств лишь на некоторых, иногда единичных (уникальных) частях ландшафта ранга мезо- или макроэкотопов. Таковы некоторые реликтовые макроэкотопы криоксерофитной и ксеромезофитной растительности в современной тундровой зоне, такие как песчаные террасы о-ва Большой Раутан в Чаунской губе с фоновыми типчаковыми степями с *Festuca kolymensis*, популяциями эндемичного степного подорожника *Plantago canescens* subsp. *jurtzevii*, *Gastrolychnis ostenfeldii*, *Lychnis sibirica* subst. *samojedorum*, *Arabidopsis bursifolia* на южных склонах, или тянущиеся на многие километры высокие южные склоны и краевые части цокольных террас с выходами андезитовых туфов (ЛФ Пинейвеем; средний Паляваам), или южные склоны и подножья горы «Тундростепной» близ бухты Сомнительной на южном побережье о-ва Врангеля, или «Бобовая горка» в центральной межгорной котловине того же острова с точечным эндемиком *Oxytropis uniflora*, популяциями *Hedysarum dasycarpum*, *Astragalus pseudadsurgens*, *A. tugarinovii*, *Oxytropis middendorffii* subsp. *submiddendorffii*.

Б6. Наконец, разные группы не повсеместных видов имеют специфический узор распределения на территории региональной флоры, который выявляется при сравнении многих ЛФ на данной территории.

Ниже рассмотрены ландшафтные особенности самых крупных ЛФ 4 подпровинций Чукотской провинции: Континентально-Чукотской (CC), Врангелевской (CW), Южно-Чукотской (CS) и Берингийско-Чукотской (CB), отмечены некоторые особенности их таксономической структуры с выводами о факторах повышения БР на уровне ландшафта (табл. 1).

Континентально-Чукотская подпровинция

Здесь рассмотрены 4 ЛФ:

1) Средний Паляваам (в табл. 1 обозначено как CC28) в западной части Чукотского нагорья при переходе от массивного низкогорья к ландшафту широких долин с низкими гребнями (2 типа ландшафтов). Здесь доминируют вулканиты Охотско-Чукотского вулканического пояса, особенно андезитовые туфы, но также липариты — контакт с осадочными породами кислого состава; здесь же выклиниваются моренные отложения позднеплейстоценовых оледенений, что говорит о контакте неоледеневавших пространств Чаунской низменности с областью горно-долинных оледенений. ЛФ CC28 оказалась самой богатой в Континентально-Чукотской подпровинции: она расположена у границы Западно-Чукотского округа («полюса континентальности») и Центрально-Чукотского, где выклиниваются многие западные виды, но появляются восточные. В этом отношении знаменательно сочетание чукотского эндемика *Hedinia czukotica* из центральноазиатского рода (из 3 местонахождений чукотского вида 2 — в Анюйское нагорье) и преимущественно американского континентального криоксерофита *Erigeron compositus* (крайне-западная точка в Евразии). Основа обитания реликтовых комплексов данной ЛФ — гористый уступ правобережной высокой цокольной террасы, обращенной на юго-запад к широкой многорусловой пойме. Разнообразие кустарников накладывается на разные варианты кустарничково-мохового и кустарничково-лишайникового ярусов. 4 вида березы (в том числе *Betula cajanderi*, *B. extremiorientalis* и *B. middendorffii*) дают всевозможные гибридные комплексы. Вид белой березы из секции *Verrucosa* представлен крупнокустарниковой формой на юго-восточных склонах в их депрессиях (на выпуклостях — степи; одна из двух самых бога-

ТАБЛИЦА 1

Таксономические показатели наиболее богатых локальных флор Азиатской Арктики

Таксономические показатели	Локальные флоры														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Общее число															
видов	315	278	265	405	367	350	335	333	329	435	345	381	388	460	388
родов	111	101	94	140	140	131	126	100	97	163	136	142	136	145	127
семейств	37	35	30	47	49	48	45	33	30	53	48	46	46	50	44
Среднее число видов															
в роде	2.838	2.752	2.819	2.893	2.621	2.672	2.659	3.330	3.392	2.669	2.537	2.683	2.853	3.172	3.055
в семействе	8.514	7.943	8.833	8.617	7.490	7.292	7.444	10.091	10.967	8.208	7.188	8.283	8.435	9.200	8.818
Среднее число родов в семействе	3.000	2.886	3.133	2.979	2.857	2.729	2.800	3.030	3.233	3.075	2.833	3.087	2.957	2.900	2.886
Cyperaceae/Poaceae (по числу видов)	0.580	0.449	0.451	0.808	0.745	1.053	0.644	0.580	0.509	0.930	1.108	0.867	0.647	0.786	0.933
Asteraceae/Poaceae (по числу видов)	0.520	0.510	0.471	0.865	0.936	1.000	0.778	0.760	0.698	0.767	0.838	0.844	0.745	0.875	0.800
Число видов в 10 ведущих родах	120	110	107	134	125	126	117	142	146	143	123	129	138	161	133
Доля видов в 10 ведущих родах, %	38.41	39.57	40.38	33.33	34.33	36	34.93	42.94	44.38	33.1	35.94	34.12	35.82	35	34.28
Число видов в 10 ведущих семействах	238	214	206	283	259	243	231	261	267	284	236	268	275	327	271
Доля видов в 10 ведущих семействах, %	75.87	76.98	77.74	70.12	70.84	69.71	68.96	78.38	81.16	65.29	68.41	70.6	71.13	71.09	70.1

Примечание. Обозначения локальных флор: Таймыр: 1 — Фадьюкуда (Та23), 2 — Бикада (Та10), 3 — Большая Боотанкага (Та24). Чукотская тундра: Континентальная Чукотка: 4 — Средний Паляваам (СС28), 5 — Бараниха (СС20), 6 — оз. Верхний Илирней (СС18), 7 — Пинейвеем (СС23); о-в Врангеля: 8 — верховья р. Неизвестная (CW05), 9 — бухта Сомнительная (CW07); Южная Чукотка: 10 — Шахтерский (CS10), 11 — оз. Баранье (CS01), 12 — Левая Бычья (CS03); Берингийская Чукотка: 13 — Амгуэма-мост (СВ01), 14 — Янракыннот (СВ23), 15 — мыс Краузе (СВ20).

тых и обширных степных колоний Чукотки). Это, по-видимому, крайне западный район, где сохранились следы былого продвижения в тундру белой березы в раннем голоцене. Более подробно ботанико-географическая ситуация в СС28 описана в статье (Юрцев, Кучеров, 1993). На равнинах и расширениях долин обширные контуры занимают зональные кочкарнопушицевые тундры. Из табл. 1 видно, что среди прочих ЛФ СС28 занимает первое место не только по числу видов и подвидов (405 против 367 в СС20 — Бараниха), но и по числу родов (делит первое и второе место с СС20), среднему числу видов в роде (2.893) и особенно в семействе (2.970), числу видов 10 ведущих родов (134) и семейств (283). По числу самых редких и очень редких видов (1—4 находки в 27 ЛФ) она лишь немного уступает северотаежной приколымской флоре пос. Черский (21 самый редкий вид против 25 — в Черском и 5 — в Петушках, 10 — в гольцово-таежной флоре Билибино; 44 очень редких против 62 — в Черском, 37 — в Петушках и 38 — в Билибино). О полноте изученности ЛФ среднего Паляваама говорит то, что здесь в течение двух полевых сезонов 1980 и 1989 гг. проводились полустационарные исследования.

2) ЛФ пос. Бараниха (СС20) в среднем течение р. Рау-Чуа на северо-востоке Анюйского нагорья насчитывает 367 видов и подвидов; работы здесь также проводились в течение нескольких сезонов (1964, 1967, 1968 гг., в 1970 г. — полустационарно). В ЛФ включена долина р. Эльвенейвеем с горой Эльвеней высотой 1300 м над ур. м., более 30 км от базы в районе пос. Бараниха. Район исследований охватил правобережную часть широкой долины р. Рау-Чуа с долинами правых притоков и массивом низкогорья (2 ландшафта). Здесь доминируют мезозойские осадочные терригенные кислые породы. Подзона, как и в СС28 — южные гипоарктические тундры (с меньшим отрывом от таежной зоны). Богатство флоры основано здесь на богатстве флоры долины, включая террасы и пойму, бореальными видами разных флороценотических комплексов. В ярусе крупных ив найдены *Chosenia arbutifolia*, *Salix udensis*, *S. schwerinii*. Высокая пойма остепнена, как и крутые южные склоны. На левом гористом берегу — пояс ольховника. В низкогорье хорошо представлен ацидофитный горнотундровый комплекс. На развалах глыб гранитоидов у подножья горы Эльвеней впервые найден эндемичный вид полыни *Artemisia flava*. Только на плато вершины этой горы (1300 м над ур. м.) найдены *Oxygraphis glacialis* и *Phippsia algida*.

3) ЛФ оз. Верхний Илирней (СС18) (400 м над ур. м.) расположена к югу от истоков р. Рау-Чуа вблизи границы редколесий. Исследование в течение нескольких недель выявило 350 видов. Здесь также имеет место сочетание равнинного и горного ландшафтов, с выходами основных вулканитов. Хорошо развиты степной комплекс (с *Helictotrichon krylovii*, *Carex duriuscula* и др.) и криоксерофиты, редкие на Чукотке — *Saussurea schanginiana*, *Astragalus inopinatus*, *Leontopodium kamtschaticum* и др. Здесь, как и на Пинейвееме и Паляваам, на основных по составу породах часто отмечается значительное видовое разнообразие парциальных флор.

4) ЛФ Пинейвеем (СС23) расположена к северо-западу от горы Эльвеней. Здесь проводились полустационарные исследования в 1982 г. Найдено 335 видов и подвидов. Самые северные отроги Анюйского нагорья — прорезанные речными долинами высокие плато с отдельными горными массивами свыше 300 м над ур. м. Высокие плато заняты кочкарнопушицевыми тундрами, флористически очень бедными; к останцовым вершинам приурочен горно-тундровый комплекс видов. ПФ долины р. Пинейвеем также очень небогата — пойменные флоры лучше развиты на р. Кремянке в 7 км к востоку, где хорошо представлены галечники с их

ПФ, на южных склонах имеются криоксерофитные группировки, часть видов отсутствует в долине р. Пинейвеем. Основа богатства ЛФ — ПФ макроэкотопа высокого юго-западного склона и окраин цокольной террасы (протяженностью около 7 км) с сочетанием разнообразных степных, тундростепных, остепненных тундровых участков, ксеротермных луговин, травяных кустарников, задернованных осыпей. Сам набор видов и сообществ уникален. Отсюда, в частности, описан *Oxytropis schmorgunoviae* из секции *Baicalia* — единственное местонахождение в тундровой зоне. Степи с доминированием *Helictotrichon krylovii*, *Festuca lenensis*, *Carex duriuscula* и лугостепи осыпей занимают значительные площади. Только здесь в Континентально-Чукотской подпровинции найдены *Equisetum pratense*, *Vicia macrantha* (2 местонахождения были известны лишь с правобережья р. Колымы), *Gentiana barbata*.

Ряд можно было бы продолжить ЛФ Певека (CC26) — 332 вида, выявленной хорошо в течение многих сезонов и охватывающей пространства приморской равнины, гранитоиды и осадочные кислые породы гористого п-ова Певек с террасами и обрывами, южные склоны близ пос. Валькумей, приморские галечники и лайды. Пойма с ивняками р. Апапельхин и высокие цокольные террасы правого берега реки с выходами интрузивов среднего состава, эвтрофными тундрами с господством *Dryas incisa* и *Arctous erythrocarpa*, небогатым степным участком с *Eritrichium sericeum*, песчаным о-вом Большой Раутан с осколочным эндемиком (*Plantago canescens* subsp. *jurtzevii*) или дизъюнктивными местонахождениями (*Festuca kolymensis* и др. — подробнее см. выше, раздел Б5). В полосе лайд найден узколокальный эндемик *Suaeda arctica* из родства атлантической *S. maritima*. Таким образом, исключительная бедность горных пород кальцием компенсирована наличием разнообразных ландшафтов, экотопов (включая уникальные) и хорошей изученностью, а также представленностью комплекса приморских экотопов с их специфичными ПФ.

Берингийско-Чукотская подпровинция

Представлена 3 богатыми ЛФ:

1) ЛФ Янракыннот (CB23) на юго-востоке Чукотского п-ова: 460 видов и подвидов. Если рассматривать сопряженные показатели, по числу семейств CB23 на втором месте (50 против 53), по числу родов тоже на втором (145 против 163 в Шахтерском — CS10), по среднему числу видов в роде (3.172) уступает двум богатым врангелевским флорам (бухты Сомнительной и верховий р. Неизвестной), но превосходит Шахтерский (2.669), как и по среднему числу видов в семействе. Наивысшее ВР здесь связано с разнообразием макроэкотопов, включающих песчаные косы, лагуну, плато, равнины, карбонатные и некарбонатные (в том числе гранитоиды) низкогорья, останцовые скалы, защищенные долины в 5—6 км от поселка с галечной поймой, островки в лагуне. Карбонатные горы и останцы преобладают. Климат и растительность в приморском экотоне меняются при движении от моря к горной долине р. Марич от СрГ до ЮГ в 5—6 км от поселка на берегу с разнообразными зарослями кустарниковых ив. Решающий фактор здесь — разнообразие экотопов, усиленное климатическим градиентом. Представлен ряд специфических элементов южного района Крайне-Восточного округа (в частности, *Artemisia senjavinensis*, *Dryas punctata* subsp. *alaskensis*). Континентальные реликты представлены уникальным *Cryptantha spiculifera* s. l. (вероятно, особая раса) и луго-степными лапчатками у сусликовин. В то же время здесь не хватает многих видов, найденных

в бухте Пенкигней в районе горы Высокой, являвшейся очагом оледенения, включая *Populus balsamifera*, *Viburnum edule*, *Astragalus schelichovii*, *Taraxacum soczavae* subsp. *tschuktschorum*, *Cardamine sphenophylla* и др., что говорит о значительном флористическом градиенте. Флора СВ23 равномерно обогащена, но лишена многих «изюминок», в том числе и *Alnus fruticosa* как вида. Появление (правда, в реликтовом состоянии) американских бореальных видов тополя и калины на Чукотском п-ове не вписывается в зональность Северо-Восточной Азии, но отражает зональные отношения в Северной Америке.

2) ЛФ мыса Краузе (СВ20) в вершине залива Лаврентия насчитывает 388 видов и подвидов, как и флора района Амгуэмского моста внутри перешейка Чукотского п-ова. Она уступает по всем рассматриваемым показателям ЛФ СВ23, но не слишком резко. Расположена на дальнем конце климатического градиента вдоль фиорда (пос. Лаврентий — подзона ЕГ, мыс Краузе — ЮГ (анклав)). Горные массивы стены фиорда сочетаются с расчлененной более равнинной кутовой частью долины. Преобладают протерозойские известняки и мраморы, но встречаются также кислые метаморфические породы. Участок принадлежит уже к северо-восточному карбонатному району Крайне-Восточного округа. Из сюрпризов этой ЛФ упомянем *Hedysarum americanum* (компонент юконского пойменного леса) и неизвестный ранее с азиатской стороны *Aphragmus eschscholzianus* с сородичами в высокогорьях Центральной Азии.

3) ЛФ Амгуэмского моста в котловине среднего течения р. Амгуэмы отнесена к Берингийско-Чукотской подпровинции условно; по уточненной версии она входит в Амгуэмский переходный округ с пересечением ареалов западных (континентальных) и восточных (океанических и американских) видов, без яркого позитивного своеобразия. Территория ЛФ находится в континентальной впадине, окруженной прилегающими некарбонатными низкогорьями. Ключевая часть территории ЛФ — высокие флювиогляциальные террасы, служащие плацдармом для широкого распространения континентальных ксерофитов и криоксерофитов, многие из которых имеют здесь восточный предел ареала (*Helictotrichon krylovii*, *Dracocephalum palmatum*, *Thymus oxyodontus*, *Astragalus pseudadsurgens* и др.) или азиатской части ареала (*Carex obtusata*, *C. supina* subsp. *spaniocarpa* и др.). Горные породы большей частью кислые, но аллювий и флювиогляциальная толща принесены со стороны хр. Искатень, где немало вулканитов основного и среднего состава. Широко распространены и многие восточные океанические виды, как, например, *Rhododendron camtschaticum* subsp. *glandulosum*. Сюда еще заходят с запада пойменные виды кустарниковых ив — *Salix boganidensis*, *S. anadyrensis*, *S. krylovii*. Кластерный анализ с использованием меры сходства Съеренсена-Чекановского показал повышенное сходство ЛФ зоны Амгуэмского моста, минуя серию промежуточных ЛФ верховьев р. Паляваам, с ЛФ среднего течения р. Паляваам (оба участка дают приют обширным степным рефугиумам, связанным с межгорными котловинами). Большое сходство имеется и с локальными флорами левобережья р. Анадыря в районе хр. Пекульней. Для этих районов характерно сосуществование континентального комплекса видов (в том числе степных) с восточным океаническим, расселившимся, очевидно, во время таяния горных ледников.

Южночукотская подпровинция представлена в табл. 3 ЛФ: ЛФ пос. Шахтерского (CS10) на левобережье Анадырского залива в месте его сужения, оз. Бараньего (CS01) в области южных отрогов Чукотского нагорья и р. Левой Бычьей на западном макросклоне оз. Пекульней. Им соответствуют показатели видового разнообразия 435 (Шахтерский), 345 (оз. Баранье) и 381 (Левая Бычья). Соотношение прочих показателей (табл. 1) аналогично. Особо выделяется флора Шахтерского,

объединяющая участки приморской равнины с базальтовыми останцами и южный макросклон скалистого хр. Золотого также с обилием горных пород основного состава. Подзона южных гипоарктических тундр и выше расположенные пояса хр. Золотого с высоким разнообразием криофитов, обилие кустарников, включая *Betula middendorffii* и ее гибриды с *B. exilis*. В котловинах озер на дренированных местоположениях встречаются заросли кустарников с таежными элементами флоры: видами плаунов, *Pyrola minor*, *Trientalis europaea*.

В целом уровень гетерогенности ЛФ Южной Чукотки (округ 7 — Нижне-Анадырский) выше такового в остальных округах. Континентальные ксерофиты и криоксерофиты (включая *Calamagrostis purpurascens*, *Carex obtusata*, *Phlojodicarpus villosa*, *Dracocephalum palmatum*) сочетаются здесь с берингийскими (*Puccinellia wrightii*, берингийская раса *Potentilla biflora*) и такими субэндемичными видами, как *Claytoniella vassilievii*, *Cardamine victoris*, *Potentilla anadyrensis* и гольцовыми притихоокеанскими видами — *Rhododendron camtschaticum* subsp. *glandulosum*, *Cassiope ericoides* и др. Миграционная составляющая ЛФ Шахтерского велика: занимая второе место по числу видов (435), она на первом месте по числу родов (163) и семейств (53).

ЛФ р. Левой Бычьей (CS03) с 381 видом и подвидом расположена на западном макросклоне хр. Пекульней в ветровой тени воздушных течений, поступающих с Берингового моря. Она заметно богаче ЛФ р. Телевеем на восточном склоне и изобилует континентальными элементами в сочетании с берингийскими (включая *Puccinellia wrightii*, *Potentilla biflora*) и южными гольцовыми. Основной состав вулканитов (присутствие ультраосновных) обусловливает общий высокий уровень видового разнообразия.

Следует учесть, что край морены с западной стороны хр. Пекульней в бассейне р. Белой располагается значительно ближе к оси хребта по сравнению с наветренными восточными склонами. Очевидно, долина р. Белой служила коридором для расселения многих арктических и тундро-степных элементов из Чаунской котловины, о чем говорит наличие комплекса арктических реликтов на низких увалах Усть-Бельских гор (на серпентинитах). Редких видов (1—4 встречи на Чукотке) в ЛФ р. Левой Бычьей — 61, в ЛФ р. Телевеем — 35.

О самобытности и парадоксальных особенностях флоры о-ва Врангеля, и в частности ЛФ бухты Сомнительной и верховьев р. Неизвестной, говорилось не раз, в том числе в предыдущей статье этой серии (Юрцев и др., 2002). Обе ЛФ имеют видовое разнообразие в 333 видов и подвидов (верховья р. Неизвестной — CW05) и 329 (CW07), почти вдвое меньшее число семейств, чем другие богатые ЛФ (33 и 30 против 45—49 в CC, 46—53 в CS и 44—50 в CB; в Западносибирской Арктике число семейств в ЛФ 30—37), заметно меньше число родов (но равное таковому в Западносибирской Арктике). Зато среднее число видов в роде (3.3 и 3.4) здесь максимально (чуть уступает ему этот показатель на востоке Чукотского п-ова). Максимальное значение имеет в ЛФ острова также показатель «среднее число видов в семействе», а также доля видов в 10 ведущих семействах.

ЛФ Сомнительной включает крупные участки 2 ландшафтов: приморской равнины и горной гряды с вершинами до 1000 м над ур. м., оба с сочетанием карбонатных и некарбонатных пород. Существенно сопряжение контуров кальцефитных и некальцефитных ПФ между обоими ландшафтами, а также локализация многих реликтовых видов в зоне сочленения 2 ландшафтов. Уровень богатства ПФ и ценофлор очень высок, часто имеются замещающие виды для карбонатных и кислых субстратов (например, *Salix rotundifolia* и *S. phlebophylla*) и по 1 эндемику на равнинную и горную ЛФ (Юрцев, 1998а, и др.). Поразительно присутствие многих

степных и криоксерофильных видов в подзоне САТ. Необычайный для Арктики эндемизм говорит, что видообразование занимало заметное место во флорогенезе, равно как и формирование особых экотипов.

ЛФ верховьев р. Неизвестной, расположенная в центре острова, включает также 3 ландшафта: низких северных гор с долинами и межгорными котловинами, анклавом южных арктических тундр (в том числе контурами с ярусом низких кустарников), обширную межгорную впадину с останцовыми холмами, болотцами, щебнистыми полигонами, и северный склон гор Центральных; доминируют карбонатные породы, но имеются и некарбонатные (слабо кислые). Следы конечной морены горных ледников отмечаются в нескольких км от гор Центральных. Высок уровень богатства как ценофлор, так и ПФ разного ранга. 3 хорошо обособленных локальных («точечных») вида-эндемика представлены небольшими локальными популяциями. Повышенно присутствие континентальных элементов флоры, особенно азиатских (*Hedysarum dasycarpum*, а не американский *H. mackenzii* и т. д.). Во флоре заметную группу составляют высокоарктические галофиты, более широко распространенные на Канадском Арктическом архипелаге. В комплексе степных осочек Чукотки здесь не хватает лишь *Carex pediformis*.

Подводя итоги этому краткому обзору самых богатых (в аспекте ВР) локальных флор Чукотки как неотъемлемой части Берингии, можно отметить следующее:

1. Наивысшее в Арктике и Субарктике таксономическое (в особенности видовое) разнообразие флоры Чукотской тундры как на региональном уровне, так и на уровне ЛФ объяснимо сочетанием непрерывного (А1) криофитного и особенно криоксерофитного флорогенеза в Берингии, с циклами осушения и погружения шельфа в ритме глобальных изменений климата по крайней мере с неогена.

2. Действовали все 3 составляющие флорогенеза: А2 (а,б) — экотипическая дифференциация популяций (отсюда своеобразие региональных популяций Чукотки, их повышенная толерантность к низким температурам лета); во флорогенезе Берингии сочетались обмен видами и расами между контрастными частями Мегаберингии (континентальными, океаническими и с пульсирующим режимом) и приток видов из весьма отдаленных регионов Евразии и Северной Америке; разные части Берингии были очагами видо- и расообразования: часть сформировавшихся здесь таксонов смогла широко расселиться за пределами Берингии и Мегаберингии.

3. Территория Чукотки представляет богатые возможности для сохранения и накопления различных единиц биологического и биохорологического разнообразия (Б). Наиболее важными факторами были: отсутствие покровного оледенения (частичные же оледенения гор создавали благоприятные возможности для расселения криофитов океанического склада и мезогигрофитов); изрезанный гористый рельеф ограничивал разрушительную роль морских трансгрессий. Дифференциация экотопов разного ранга, разнообразие форм рельефа, литологии, мезо-, макро- и мегаклиматов, климатические флуктуации в районе, периодическое возникновение моста суши обеспечивали как сохранение единиц биологического и биохорологического разнообразия, так и дальнейшую диверсификацию.

4. Гетерогенность флор Чукотки, в том числе наличие уникальных экотопов разного уровня (от микро- до мега-), поддерживает современные реликтовые элементы флоры, в том числе уникальные.

5. Наивысшее ВР на уровне ЛФ достигается в результате комбинации целого ряда факторов — в разном сочетании и соотношении: сочетание 2 или нескольких фрагментов ландшафтов, отличающихся не только рельефом, но и химизмом горных пород, высотной поясностью, мозаичностью климатических условий и эффектом экотона.

6. В зонах экотона сплошь и рядом наблюдается сосуществование контрастных, «чуждых» друг другу комплексов и образование сложных, «гибридных» систем. Любой, даже произвольно выбранный участок растительного покрова представляет непрерывную систему с горизонтальными связями и может посредством районирования быть разделен на более целостные части.

Сравнительная оценка видового разнообразия флор Азиатской Арктики (подпровинций и подзон)

Согласно Л. И. Малышеву (1987), таксономическое, в первую очередь видовое (ВР), разнообразие статистически может быть выражено через удельное видовое разнообразие флоры (по Малышеву, оптимальный показатель — число видов в конкретной флоре) и один из коэффициентов пространственного разнообразия (им использовались уравнения Аррениуса и Глизона). Отдавая должное такому подходу, мы считаем более привлекательным иметь дело с более простыми (менее комплексными) величинами, от которых зависят усредненные коэффициенты пространственного разнообразия. Высокая структурированность региональной флоры, которую можно выразить через множество «квантов растительного покрова» — КФ или ЛФ, наталкивает на следующие подходы: 1) выражение удельного ВР через среднее арифметическое множества ЛФ в пределах данной региональной флоры (или одного подзонального выдела в ее пределах); представляет интерес также нормирование среднего ВР локальной флоры через отношение ее к ВР данной региональной флоры (объединению всех ЛФ данной фитохории); 2) нанесение на картосхему (в кружках) показателей ВР локальных флор и их же нормирование вышеуказанным способом. Эти операции могут быть использованы и при сеточном картировании флоры (например, квадратами 10 X 10 км^2) или регулярном (сплошном) картировании флор естественных ландшафтных выделов типа микрорайонов (Золотухин, 1987; Табака, 1987) либо (в горах) бассейнов небольших рек, включающих все пояса (Марина, 1987). Условием их успешного применения является полнота выявления флоры (желательно следовать методологии КФ или ЛФ, с инвентаризацией ПФ микро- или мезоэкотопов).

Пространственное разнообразие может быть выражено также через средние величины ВР ЛФ или через нанесение соответствующих конкретных параметров на картосхему, что позволяет прослеживать закономерности пространственного изменения (флуктуационного, или направленного, типа экотона) этих показателей. В качестве таковых могут быть использованы: 1) ошибка средней, отражающая меру варьирования «квантов РП» — разброс значений; 2) минимум и максимум ВР и их разность; 3) среднее различие (или сходство как дополнительная величина) всех пар ЛФ и ошибка средней; 4) доля среднего ВР от полного ВР фитохории (объединения всех ЛФ) или нанесение этой доли во всех «пробах флоры»; 5) число самых редких видов (1 встреча на всю фитохорию; это может быть реликтовое местонахождение или занос из дальних фитохорий либо одиночные краевые местонахождения на границе ареала; могут встретиться также уникальные мезо- или даже макроэкотопы, сохранившие комплекс реликтовых популяций; или точечные эндемы).

Начнем с самой краткой общей характеристики таксономического разнообразия региональных флор 6 подпровинций азиатской Арктики по фундаментальным параметрам — числу видов, родов и семейств (табл. 2). Такие сопоставления подробно обсуждались на уровне вида и семейства в предыдущей статье этой серии

ТАБЛИЦА 2

Параметры родово-видовой и семейственно-видовой структуры флор 6 подпровинций Азиатской Арктики

Таксономические показатели	Локальные флоры подпровинций					
	ЗС	Та	КЧ	ВЧ	ЮЧ	БЧ
Общее число в подпровинции						
видов	387	494	779	417	667	706
родов	150	143	197	110	197	177
семейств	47	48	57	33	56	50
Среднее число видов в роде						
Число	2.58	3.46	3.95	3.79	3.39	3.99
одновидовых родов	92	64	85	54	104	83
дифференциальных родов	16	2	13	0	5	5
Доля дифференциальных родов, %	10.67	1.40	6.60	0.00	2.54	2.82
Число дифференциальных видов	71	66	99	48	46	82
Доля дифференциальных видов, %	18.35	13.36	12.71	11.51	6.90	11.61
Среднее число видов в семействе	8.36	10.19	13.91	12.70	12.00	14.64
Число одновидовых семейств в подпровинции	19	14	16	7	18	11

Примечание. В целом по 6 подпровинциям: родов — 242 (общий список); дифференциальных родов — 39 (16.12 %) (присутствуют только в одной подпровинции), общих родов — 82 (33.88 %) (присутствуют во всех подпровинциях), видов — 1230 (общий список), дифференциальных видов — 412 (33.50 %) (присутствуют только в одной подпровинции), общих видов — 134 (10.89 %) (присутствуют во всех подпровинциях). Подпровинции (здесь и в табл. 3): БЧ — Берингийская Чукотка, ВЧ — о-в Врангеля, ЗС — Западно- Сибирская Арктика, КЧ — Континентально-Чукотская подпровинция, Та — Таймырский сектор, ЮЧ — Южная Чукотка.

(Юрцев и др., 2002: табл. 1, 2). Самые богатые по ВР региональные флоры выявлены в Континентально-Чукотской подпровинции (КЧ) — 779 видов и на Чукотском п-ове (Берингийская Чукотка, БЧ) — 766 видов. КЧ занимает примерно в 6 раз бо́льшую территорию и более полно изучена в западной части (Анюйское нагорье). Значительно меньшая по площади Южная Чукотка (ЮЧ), лучше изученная в бассейне р. Анадыря, насчитывает 667 видов, а крохотный о-в Врангеля (ВЧ) — 417 видов, почти столько же, сколько обширный Таймырский сектор (Та) (494 вида) и больше, чем обширная Западно-Сибирская Арктика (ЗС) (всего 387 видов) и чем гигантский Канадский Арктический архипелаг.

В более крупных единицах — родах — пропорции всех подпровинций выравниваются: сохраняется лидирование 3 чукотских подпровинций (КЧ — 197 родов, его догоняет ЮЧ — 197, чуть отстает БЧ — 177), видовое разнообразие ВЧ насчитывает 110 родов, она перешла на последнее место, ЗС обгоняет Та (150 и 143). На уровне семейств ситуация иная: о-в Врангеля отстает чуть ли не вдвое: всего 33 семейства против 57 в КЧ, 56 — в ЮЧ, 50 — в БЧ; западные подпровинции составляют отдельную группу переходного уровня: ЗС — 47, Та — 48. Уже из этого беглого обзора можно сделать вывод о затруднении в проникновении на о-в Врангеля множества более южных семейств и о вероятности автохтонного видо- и расообразования на нем, а также о повышенных возможностях для проникновения многих филумов на материковую Чукотку и о переживании на ней флуктуаций климата, морских трансгрессий и оледенений.

По числу одновидовых родов на первом месте ЮЧ (104), на втором — ЗС (92 = 61 %), на третьем и четвертом — КЧ и соответственно БЧ (85 и 83), Та и ВЧ

на предпоследнем (64) и последнем (54) соответственно местах. По числу дифференциальных родов (свойственных только одной фитохории) на первом месте ЗС (16), на втором — КЧ (13), в ЮЧ и БЧ — по 5, Та — 2, на о-ве Врангеля — 0.

Удельное ВР отражается рядом показателей и прежде всего средним ВР ЛФ подпровинции и ее частей, относящихся к той или иной подзоне. Из табл. 3 видно, что среднее ВР локальных флор подпровинций, относящихся к Берингийскому сектору, в 1.5—2 раза выше такового в ЗС (163.8) и Та (171.7), причем из Чукотских подпровинций наивысшее ВР у ЮЧ (345.5), у БЧ — 309.3, у ВЧ — 276.6 и, наконец, у КЧ — 272.9 видов. В сходном отношении находятся флоры 6 подпровинций и по величине максимальных значений ВР ЛФ тех же подпровинций (по данным, полученным изучением 96 модельных ЛФ сети мониторинга): ЮЧ — 399 видов (если расширить сеть ЛФ — 435 видов, ЛФ Шахтерского), ЛФ КЧ — 405, Средний Паляваам (CC28), действительно, максимальное в данной подпровинции, ЛФ БЧ (пос. Янракыннот, CB23) — 460 (наивысшее ВР, известное пока для ЛФ Арктики) и максимальная ЛФ Врангелевской подпровинции (CW05) — 333; максимальное ВР у таймырских ЛФ в сети из 96 ЛФ — 299 (реально 315 у ЛФ Фадьюкуды), у западносибирских ЛФ — 221 (но это уже северная лесотундра: Сюнай-Сале).

Если же нормировать значения ВР ЛФ через отношение к ВР подпровинции в целом (объединение всех ЛФ подпровинции), окажется, что вместо отличий в 1.5—2 раза у ЛФ разных подпровинций и секторов мы получаем разброс значений

ТАБЛИЦА 3

Некоторые показатели удельного пространственного видового разнообразия флор 6 подпровинций Азиатской Арктики

Таксономические показатели пропорции	Локальные флоры подпровинции					
	ЗС	Та	КЧ	ВЧ	ЮЧ	БЧ
Число ЛФ в подпровинции	17	19	27	7	10	16
Общее число видов в подпровинции	387	494	779	417	667	706
Среднее видовое разнообразие ЛФ	163.76	171.74	272.93	276.57	345.50	309.19
Минимальное видовое разнообразие ЛФ	75	46	121	182	307	187
Максимальное видовое разнообразие ЛФ	221	299	405	333	399	388
Ошибка среднего видового разнообразия	9.20	15.49	11.23	20.15	9.44	13.56
Средняя ДВР	42.32	34.76	35.04	66.32	51.80	43.79
Минимальная ДВР	19.38	9.31	15.53	43.65	46.03	26.49
Максимальная ДВР	57.11	60.53	51.99	79.86	59.82	54.96
Ошибка средней ДВР	2.38	3.14	1.44	4.83	1.42	1.92
Среднее сходство ЛФ в ПП	64.29	56.40	59.61	78.29	70.29	66.57
Среднее различие ЛФ в ПП	35.71	43.60	40.39	21.71	29.71	33.43
Ошибка среднего сходства/различия	1.17	1.14	0.59	1.67	1.21	0.75
Число редких видов (1 встреча в ПП)	67	124	136	67	122	132
Доля редких видов (1 встреча в ПП), %	17.31	25.10	17.46	16.07	18.29	18.70
Число редких видов (2—4 встречи в ПП)	100	116	185	113	200	180
Доля редких видов (2—4 встречи в ПП), %	25.84	23.48	23.75	27.10	29.99	25.50
Число видов со 100 % встречаемостью	24	12	15	136	115	72
Доля видов со 100 % встречаемостью, %	6.20	2.43	1.93	32.61	17.24	10.20

Примечание. ЛФ — локальная флора; ВР — видовое разнообразие (число видов в одной ЛФ); ДВР — доля видового разнообразия (число видов в ЛФ, отнесенное к числу видов в объединении всех ЛФ подпровинции), %; среднее сходство-различие — коэффициент Съеренсена—Чекановского для пар всех ЛФ в ПП, %; ПП — подпровинция.

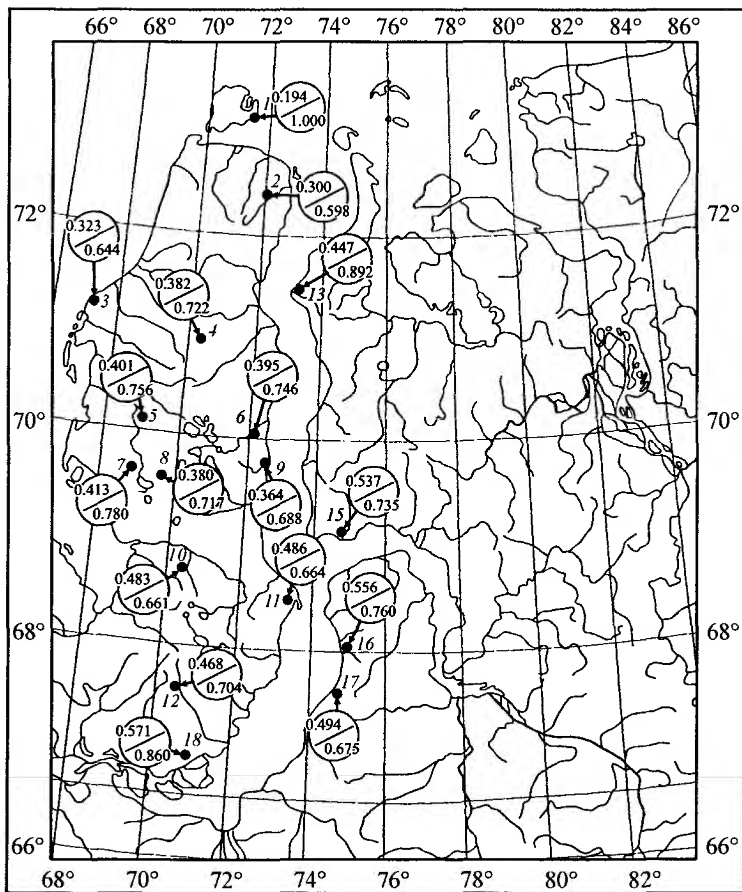


Рис. 6. Доля видового разнообразия в локальных флорах сети мониторинга от объединения локальных флор Ямало-Гыданской подпровинции (числитель) и данной подзоны в той же подпровинции (знаменатель).

Расшифровка номеров пунктов, как на рис. 1.

примерно одинаковый во всех секторах с зональным трендом: понижение доли видового разнообразия ЛФ от видового разнообразия всей подпровинции с юга на север (см. рис. 6—8, числитель), с разбросом значений от 0.1 (высокоарктические тундры — ВА и бедные варианты — СА) до 0.5—0.6 в «богатых» вариантах ЮГ и лесотундре. Среди бедных вариантов северных арктических тундр — о-в Четырехстолбовой, о-в Белый, также бухта Марии Прончищевой. Некоторые варианты северной тайги имеют этот показатель близкий к 0.4 (Черский, Петушки, Билибино). Замечательную аномалию представляют богатые ЛФ о-ва Врангеля (включая анклавы) с долей ВР от ВР всей флоры подпровинции 0.7—0.8. Это говорит о значительной монолитности островной флоры. Знаменатели дроби показывают ДВР от объединения ЛФ той же подзоны и подпровинции — здесь значения индекса существенно выше (значения 1.0 означают отсутствие повторности и не могут быть «приняты всерьез»). В целом же стабилизация разброса значений ДВР говорит о разных уровнях богатства флоры в разных секторах, распределение же ВР на своем уровне осуществляется сходно — в зависимости от подзональной ситуации и факторов энтопия.

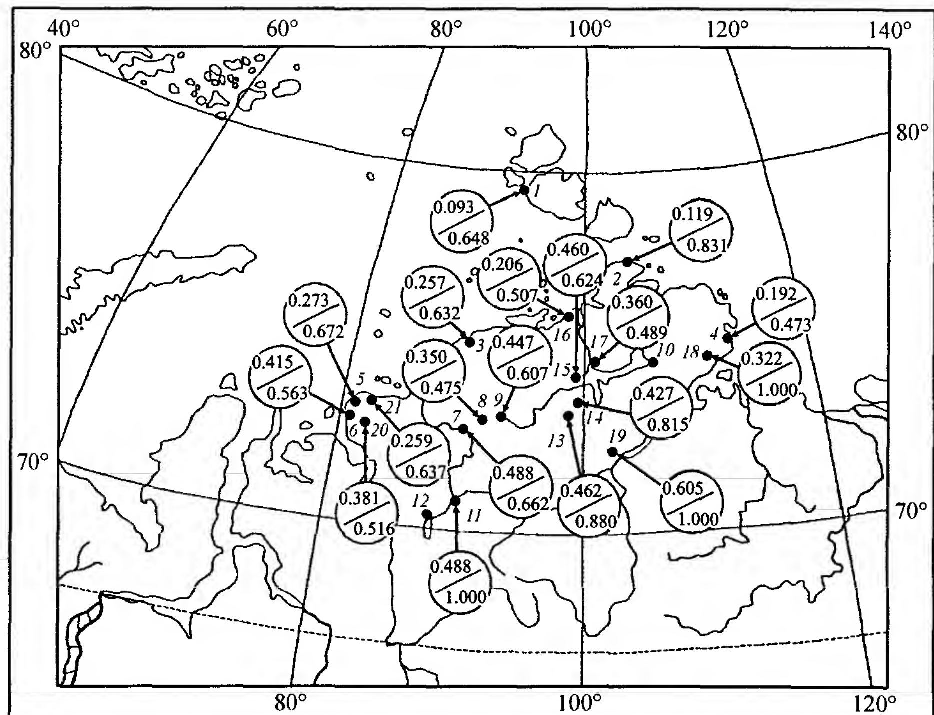


Рис. 7. Доля видового разнообразия в локальных флорах сети мониторинга от объединения локальных флор Таймырской подпровинции (числитель) и той же подзоны в ее пределах (знаменатель). Расшифровка номеров пунктов, как на рис. 2.

Рассмотрим распределение в 6 подпровинциях индексов, отражающих пространственные тренды ВР (табл. 3).

Ошибка среднего ВР локальных флор отражает степень пространственного варьирования данного показателя. В ВЧ (о-в Врангеля) значение данного показателя в 1.5—2 раза выше такового в остальных подпровинциях; минимальные значения в ЗС (9.20) и в ЮЧ (9.44); в Та — 15.5, в БЧ — 13.5, в ЮЧ — 11.2. Сходное соотношение ошибки средней ДВР: максимальная на ВЧ (4.8), минимальная в КЧ и ЮЧ (1.4), в БЧ — 1.9, в ЗС — 2.4, Та — 3.1. Среднее различие (или среднее попарное сходство — величина дополнительная) минимально между локальными флорами о-ва Врангеля (правда, наши данные относятся прежде всего к богатым ЛФ с анклавами ЮА, но не только к ним): 21.71; 29.7 — в ЮЧ (также ограниченное число ЛФ со слабыми подзональными или ландшафтными различиями); у ЛФ остальных подпровинций различия выше: Та — 43.6, КЧ — 40.4, ЗС — 35.7, БЧ — 33.43. Ошибка среднего сходства/различия также максимальна в ВЧ (1.7), минимальна в КЧ и БЧ (0.6—0.75).

Пространственное видовое разнообразие во многом зависит от распределения очень редких видов (табл. 3), их доли и числа (2 градации: самые редкие — 1 встреча в подпровинции и очень редкие — 2—4). Пока мы располагаем только ориентировочными данными, так как в сеть мониторинга введена только часть ЛФ. На о-ве Врангеля и в ЗС число и доля самых редких видов минимальны (67, доля 16.1—17.3 %); максимальны — в КЧ и БЧ, что соответствует размеру площади и разнообразию ландшафтно-климатических условий. На ВЧ максимально число

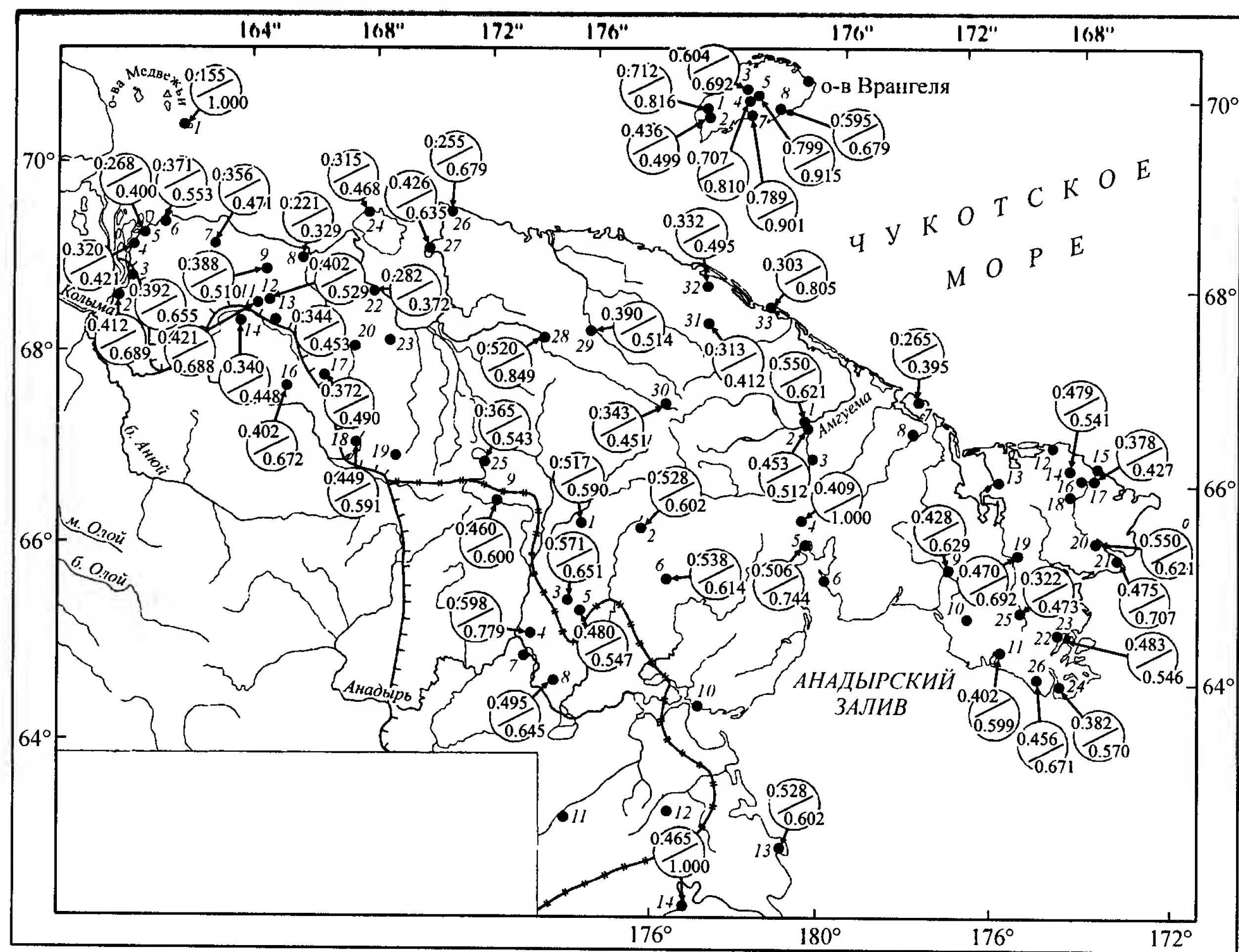


Рис. 8. Доля видового разнообразия в локальных флорах сети мониторинга от объединения локальных флор конкретной подпровинции Чукотской провинции и подзоны в ее пределах.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

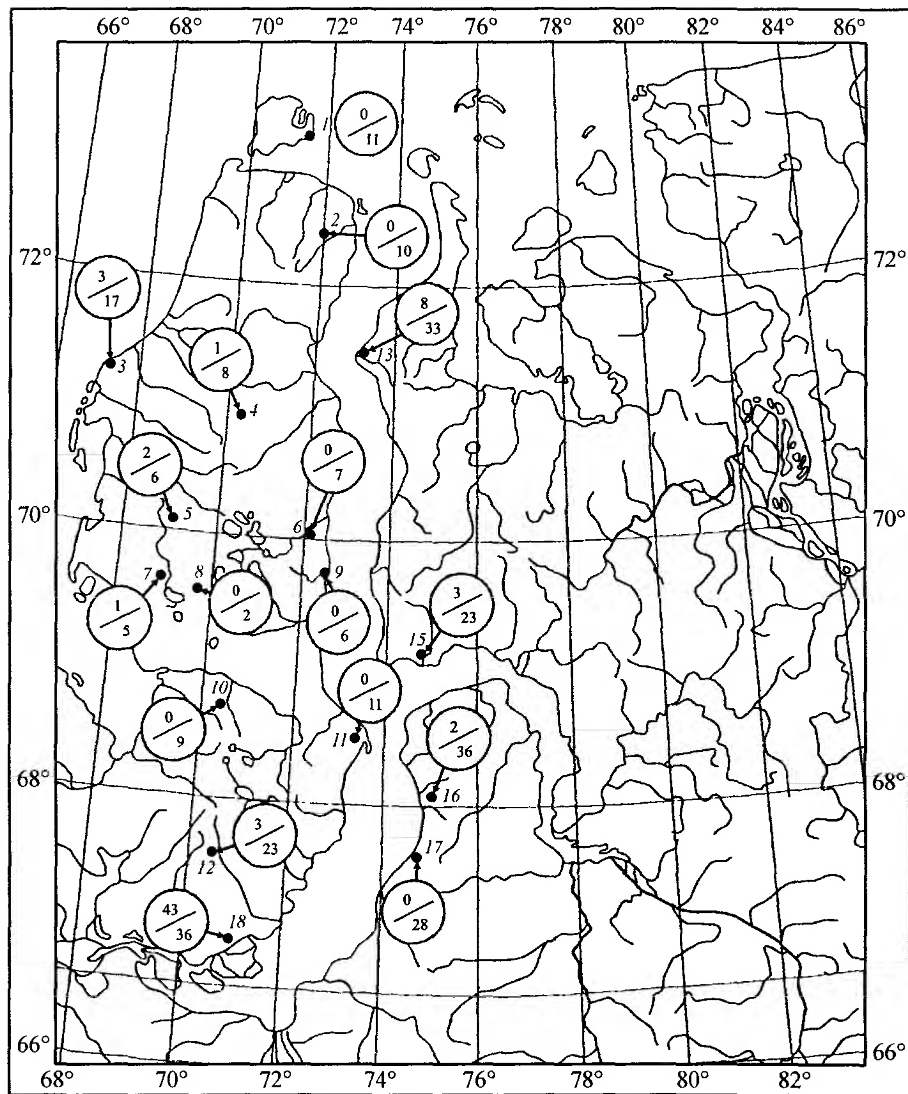


Рис. 9. Распределение самых редких видов (1 встреча в подпровинции) (числитель) и очень редких (2—4 встречи) (знаменатель) в совокупности локальных флор сети мониторинга, Ямало-Гыданская подпровинция.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

видов, встреченных во всех 7 ЛФ: 135; В КЧ — 15, на Та — 12. Из картосхемы (рис. 9—11) видны закономерности распределения редких видов, в частности, их тяготение к самым богатым флорам с высоким разнообразием местоположений и флороценотических комплексов и их сукцессионных стадий, и с большим возрастом и преемственностью флорогенеза. Примечательно, что некоторые чисто тундровые флоры с высоким ВР на контакте 2—3 ландшафтов включают не меньше (иногда немногим меньше или даже несколько больше) крайне редких видов сосудистых растений, чем флоры, существующие в полосе аркто-бореального экотона. Таковы 2 самые крупные ЛФ о-ва Врангеля, рассмотренные выше: бухты Сомни-

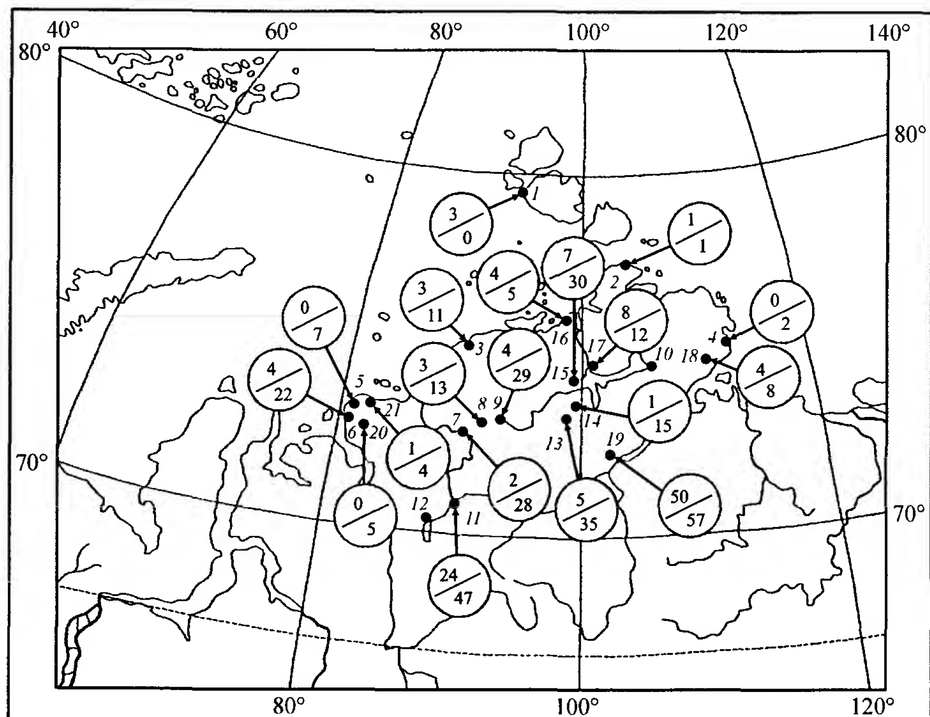


Рис. 10. Распределение самых редких видов (1 встреча в подпровинции) (числитель) и очень редких (2—4 встречи) (знаменатель) в совокупности локальных флор сети мониторинга, Таймырская подпровинция.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

тельной (32 самых редких и 71 очень редких вида, в том числе 2 эндемика) и верховьев р. Неизвестной (соответственно 22 и 76; 3 точечных эндемика) или ЛФ мыса Краузе (22 и 57), или ЛФ Средний Паляваам ((21 и 44; ср. с ЛФ пос. Черский: 25 и 76, ЛФ Петушков: 5 и 37, ЛФ пос. Билибино (10 и 28), ЛФ Мухоморной (27 и 97) или ЛФ Северного Пекульнейвеема (67 и 70) (две последние ЛФ в подзоне крупных стлаников)).

Так, из приведенных данных по уровню и структуре видового разнообразия в разных секторах Азиатской Арктики постепенно складываются портреты фитохорий, отражающие различия в их истории формирования и возрасте.

В следующем сообщении этой серии мы планируем рассмотреть родово-видовую структуру ЛФ сети мониторинга биоразнообразия. Далее предстоит рассмотреть структуру некоторых типологических характеристик флор: широтных (зональных), долготных (секторальных), биоморфных (с особым вниманием к распределению жизненных форм древесных растений). Особого внимания заслуживает анализ ЛФ по региональной встречаемости (константности) видов, по стенохорным группам (в том числе эндемикам) и кластерный анализ ЛФ в 3 этапа (Юрцев, Семкин, 1980). Выявленные на массиве 96 ЛФ закономерности будут проверяться на более широком массиве данных.

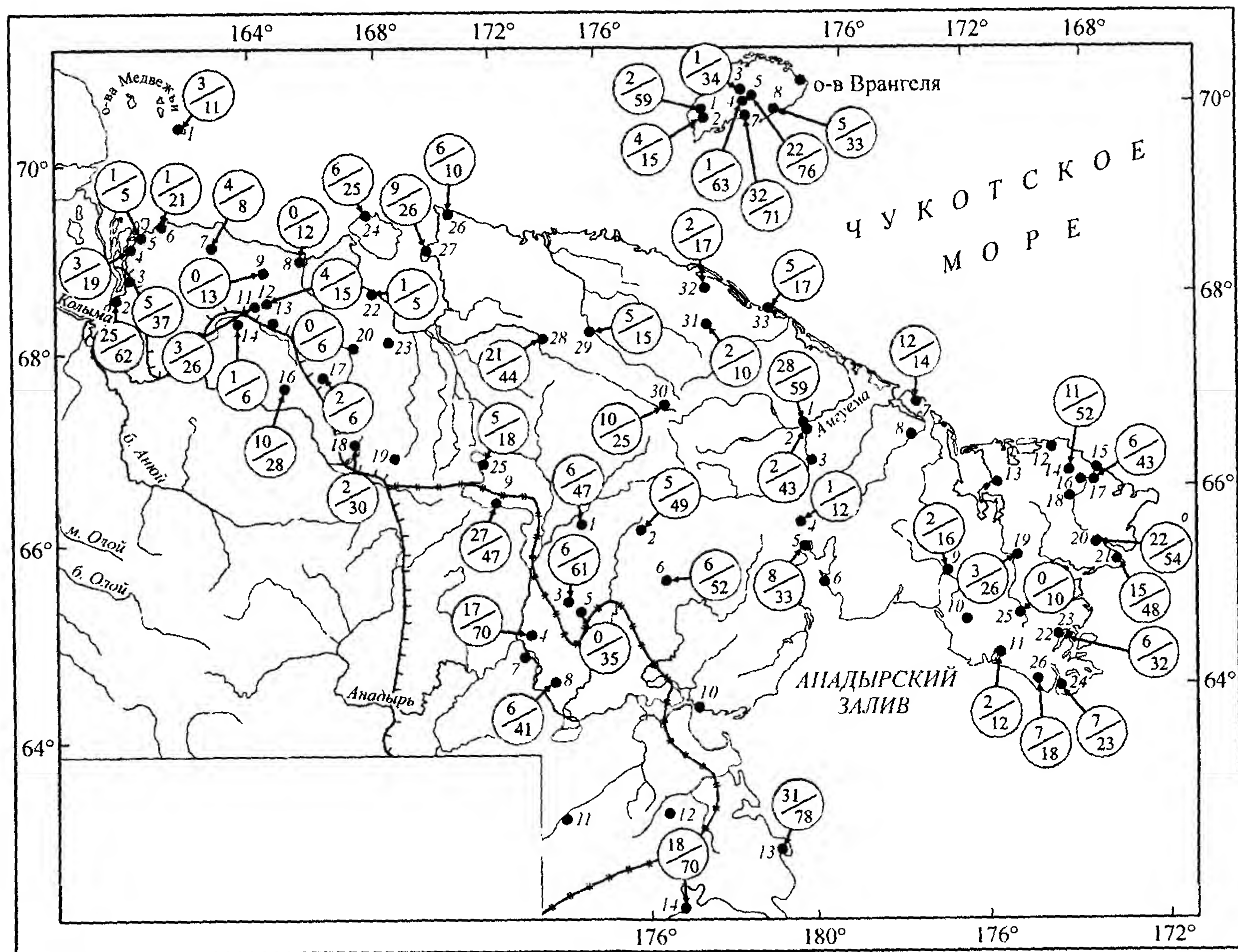


Рис. 11. Распределение самых редких видов (числитель) и очень редких (знаменатель) в совокупности локальных флор сети мониторинга, 4 подпровинции Чукотской провинции.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность своим коллегам из Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, ботаникам учреждений Москвы, Сибири, Дальнего Востока и зарубежным коллегам за предоставление данных и обсуждение результатов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49142) и грантов президиума РАН по программе «Научные основы сохранения биологического разнообразия России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики // Комаровские чтения. Л., 1977. Вып. 29. 188 с.

Беликович А. В. Ландшафтная флористическая неоднородность растительного покрова (на примере модельных районов Северо-Востока России). Владивосток, 2001. 248 с.

Гамалей Ю. В. Структурно-функциональное разнообразие видов — основа разнообразия флор и типов растительности // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия. СПб., 2000. С. 350—374.

Золотухин Н. И. Опыт флористических исследований на уровне фитохорий наименьшего ранга (на примере Алтайского заповедника) // Теоретич. и методич. пробл. сравнительной флористики. Л., 1987. С. 90—104.

Катенин А. Е. Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (*Caprifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 414—421.

Катенин А. Е. Вторая находка американского вида тополя — *Populus balsamifera* (*Salicaceae*) на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 104—112.

Кожевников Ю. П. Анализ флоры Телекайской рощи и ее окрестностей (Центральная Чукотка) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 967—979.

Малышев Л. И. Современные подходы к количественному анализу флоры // Теоретич. и методич. пробл. сравнит. флор. Л., 1987. С. 142—148.

Марина Л. В. Сравнительный анализ флор речных бассейнов и их экотопологической структуры // Теоретич. и методич. пробл. сравнит. флор. Л., 1987. С. 107—117.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. Л., 1998. 200 с.

Петровский В. В. Сосудистые растения острова Врангеля. Аналитический обзор. Магадан. 1988. 36 с.

Поспелова Е. Б. Сравнительный анализ конкретных флор основных ландшафтов территории Таймырского биосферного заповедника // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия. Л., 2000. С. 129—162.

Поспелова Е. Б. К флоре сосудистых растений Центрального и Восточного Таймыра. Красноярск, 2002. 76 с.

Ребристая О. В. Сосудистые растения острова Белого (Карское море) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 26—36.

Ребристая О. В. Особенности распространения сосудистых растений на п-ове Ямал (Западно-Сибирская Арктика) // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 84—94.

Секретарева Н. А. Тундровые плакорные сообщества в районе верховьев р. Неизвестной (остров Врангеля) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 99—107.

Сочава В. Б. Темнохвойные леса // Растительный покров СССР. М.; Л., 1956. С. 139—216.

Табака Л. В. Некоторые итоги сравнительного изучения флоры природно-территориальных подразделений Латвии // Теоретич. и методич. пробл. сравнит. флор. Л., 1987. С. 101—109.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земного Шара. Л., 1978. 248 с.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. РБО. 1931. Т. 16. № 1. С. 71—83.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра // Тр. Полярной Комиссии, 1932—1935. Вып. 8, 13, 25.

Толмачев А. И. Богатство флор как объект сравнительного изучения // Вестн. ЛГУ. 1970. С. 71—83.

Хитун О. В. Анализ внутриландшафтной структуры флоры среднего течения реки Халмеряха (Гыданский п-ов) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 21—39.

Ходачек Е. А. Ботанико-географическая характеристика широтного профиля северо-западного побережья полуострова Таймыр (бассейн реки Ленивой) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 563—582.

Юрцев Б. А. Ботанико-географический очерк Индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Тр. БИН. Сер. 3: Геоботаника. М.; Л., 1964. Вып. 16. С. 3—82.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Мегаберингия и криоксерические этапы истории ее растительного покрова // Комаровские чтения (Владивосток). 1986. Вып. 33. С. 3—53.

Юрцев Б. А. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере о-ва Врангеля) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1436—1447.

Юрцев Б. А. Плакорные арктические тундры о-ва Врангеля (окрестности бухты Сомнительной) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 298—313.

Юрцев Б. А. Проблемы выделения тундрового типа растительности // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 30—41.

Юрцев Б. А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 60—70.

Юрцев Б. А. Сравнение двух конкретных флор в рамках локальной флоры бухты Сомнительной (о-в Врангеля) // Изучение биоразнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998а. С. 106—112.

Юрцев Б. А. Ботанико-географическая характеристика подзоны арктических тундр северного побережья Причаунских районов Чукотки // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 1. С. 28—44.

Юрцев Б. А. Сравнительная флористика в России: вклад школы А. И. Толмачева // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 50—65.

Юрцев Б. А., Зверев А. А., Катенин А. Е., Королева Т. М., Кучеров И. Б., Петровский В. В., Ребристая О. В., Секретарева Н. А., Хитун О. В., Ходачек Е. А. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор Азиатской Арктики (в сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 1—28.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Королева Т. М., Кучеров И. Б., Петровский В. В., Ребристая О. В., Секретарева Н. А., Хитун О. В., Ходачек Е. А. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тундры // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1—27.

Юрцев Б. А., Королева Т. М. Отражение истории Берингии в растительном покрове Северо-Восточной Азии // Дни Берингии. Тр. III Междунар. совещ. Анадырь, 2004. 14 с.

Юрцев Б. А., Кучеров И. Б. Микропоясный ряд тундровых сообществ северного горного склона (среднее течение р. Паляваам на западе Чукотского нагорья) как отражение градиента нивальности // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 22—44.

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 57—66.

Юрцев Б. А., Полозова Т. Г., Секретарева Н. А. Дополнения и уточнения к списку сосудистых растений острова Врангеля. Сообщение 1—2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3—4. С. 79—88, 118—126.

Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Bay Ch. Floristical and ecological characterization of the polar desert zone of Greenland // J. Veget. Sci. 1997. Vol. 8. P. 685—696.

Elvebakk A., Elven R., Razzhivin V. Yu. Delimitation, zonal and sectoral subdivision of the Arctic for the Panarctic Flora project // The species concept in the high North. Oslo, 1999. P. 375—386.

Razzhivin V. Yu. Zonation of the vegetation in the Russian Arctic // The species concept in the high North. Oslo, 1999. P. 113—130.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // Journ. Veget. Sci. 1994. Vol. 5. N 6. P. 765—776.

Yurtsev B. A. Some problems in the botanical-geographic division of the Northeastern Asia // Bot. Zhurn. 2004. Vol. 89. N 6. P. 908—923.

SUMMARY

This paper continues a series of publications on the results of long (since 1955) floristic investigations by the Laboratory of Far North Vegetation of the Komarov Botanical Institute in the Asian Arctic by the concrete (local) flora method (Yurtsev et al., 2001, 2002); the analysis in many aspects involves the data on 96 local floras (LF) from 6 subprovinces of the Arctic Floristic Region (AFR) having received from the biodiversity monitoring network (at the landscape level); the results are presented on sche-

matical maps and in tables. In the present (the 3rd) publication: 1. The subzonal position of the LFs in the monitoring sites is specified; much greater (1.5—2. times as great) species diversity (SD) of LFs from the same subzones in Chukotka as a part of Beringia as compared to the youngest Yamal-Gydan (West Siberian) subprovince is shown. 2. Five complementary approaches to the arctic-boreal ecotone, i. e. to the area of overlapping marginal parts of the ranges of cryophilous and non-cryophilous (mostly boreal) species, are suggested with gradual (step by step) attenuating of robust woody life forms and, in particular, of gymnosperms (dominating the neighbouring taiga (boreal) zone); form the southern hypoarctic tundra subzone northwards the dominance of decreasing in height woody plants results in the life stratum (hard carcass of phytostroma) getting thinner. 3. Factors controlling a taxonomical diversity (first, species diversity), its increase and supporting are systematized. The methodology is based on the structurized concept (model) of a regional flora as a set of concrete or local floras (a sort of «cells» of plant cover). It permits to use the two main techniques: 1) putting on a map the concrete values of the respective parameters of LFs (in the form of circle diagrams or figures in circles); 2) calculating and gathering in a table the mean values reflecting the magnitude and dispersal of concrete parameters. 4. Taxonomical analysis of the richest LFs of 5 subprovinces was performed, which resulted in revealing the factors of increasing SD such as the age of flora, the history of its formation and continuous development on the territory against the background of the natural history of the country as well as the differentiation of its climate and the hard matrix of habitats including lithology. The richest regional floras in Beringia had a long history of continuous development, with long alternating of contrast climate phases, and the highest diversity of habitats. The richest LFs quite often include parts of 2—3 landscapes and/or combination of acidic and basic rocks; sometimes they have a unique meso-or macrohabitat with relict plant complexes (like extensive steppe bluffs in Chukotka tundra or plant groupings around thermic-mineral hot springs) or, among common, species-rich meso- or macrohabitats (but not ubiquitous, intrazonal ones) — sea coast associations or well-developed flood-plains with deep thawed or locally absent permafrost and some allochtonous elements in the partial floras. The combination of the above factors may be different. 5. SD depends on the level of LF richness (special SD) and on spatial diversity of LFs within the phytochorion. An important parameter of special SD is the mean SD of LFs. The factors of spatial diversity are illustrated by comparative analysis of LFs of various subprovinces. Here belongs: a) share of SD (SDS) of local floras forming SD of subprovince or a subzone within it, i. e. the normalized SD — recorded for all individual LFs (a1) and the mean one for the subprovince (a2), the mistake of the mean (b), or (c) SDS from SD of a subprovince. It was shown that the percentage of SD of LF is more or less constant for a certain subzone of different subprovinces despite a big difference (discrepancy) in absolute figures among subprovinces. Other parameters include the distribution of the rarest species among LFs as well as the mean difference in SD of all pairs of LF within the phytochorion combined with the number of LFs per phytochorion.

УДК 581.526.42

© В. И. Василевич

ЕЛЬНИКИ ЧЕРНИЧНЫЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH. BILBERRY SPRUCE FORESTS IN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 21.04.2004

В группе ассоциаций черничных ельников все разнообразие сообществ можно представить в виде 3 ассоциаций ельников: брусничный, черничный и воронично-черничный. В ассоциацию ельника черничного включены в ранге субассоциаций луговиковый и зеленомошный ельники со слабо развитым травяно-кустарничковым ярусом. Ельник черничный — основная ассоциация незаболоченных ельников в подзоне средней тайги. Ареал ельника воронично-черничного ограничен подзоной северной тайги, а ельник брусничный изредка встречается во всей лесной зоне Восточной Европы.
Ключевые слова: еловые леса, ельники: черничный, луговиковый, брусничный, воронично-черничный, зеленомошный, классификация растительности, Европейская Россия.

Ельники с высоким обилием в травяно-кустарничковом ярусе черники В. Н. Сукачев (1931) относил к группе ассоциаций зеленомошных ельников. Разнообразие растительности в этой группе весьма велико, в связи с чем Л. П. Рысин и Л. И. Савельева (2002) разделили эту группу ассоциаций на несколько подгрупп: Piceeta vacciniosa, P. myrtillosa, P. empetrosa, P. hylocomiosa, P. oxalidosa, P. herboso-hylocomiosa. В данной работе рассматриваются первые 4 подгруппы, которые объединяют ельники на бедных почвах и характеризующиеся полным господством бореальных таежных видов.[1] Бедные почвы препятствуют произрастанию многих видов более богатых ельников и ограничивают биоразнообразие в пределах этой группы ельников.

Ельник брусничный (Vaccinio—Piceetum)

Эта ассоциация выделяется по преобладанию в травяно-кустарничковом ярусе брусники. Она встречается по всему ареалу распространения ельников, но нигде не занимает больших площадей и не играет заметной роли в растительном покрове. По мнению Ю. Д. Цинзерлинга (1932), почвы под ней несколько более сухие и бедные, чем под другими ассоциациями зеленомошных ельников. Этой же точки зрения придерживались Ф. В. Самбук (1932), А. А. Корчагин (1940), А. А. Корчагин и М. В. Сенянинова-Корчагина (1957). Но нужно отметить, что отличия этой ассоциации от ельника черничного невелики. Они выражаются главным образом в преобладании брусники, а не черники. Соотношение же этих видов в травяно-кустарничковом ярусе ельников варьирует очень сильно, и имеются всевозможные переходы

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981), мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

от чистых брусничников к чистым черничникам. Нередко их выделяют в особые ассоциации: бруснично-черничные и чернично-брусничные ельники, что нецелесообразно, так как самостоятельность и ельника брусничного находится под вопросом и нуждается в дальнейшем более детальном анализе.

Сомкнутость крон в них варьирует от 0.4 до 0.9 (Коновалов, 1929). Бонитет ели меняется очень значительно в зависимости от географического положения: от V в подзоне северной тайги Предуралья (Корчагин, 1940) и IV—V на восточном склоне Северного Урала (Игошина, 1964) до II—III в Белоруссии (Юркевич и др., 1971, 1979) и II в Молого-Шекснинском междуречье (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957). В травяно-кустарничковом ярусе к бруснике постоянно примешивается черника, встречаются *Avenella flexuosa*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Calamagrostis arundinacea*. По флористическому составу это чисто таежная, бореальная ассоциация. Она характеризуется также хорошо развитым покровом из зеленых мхов, в котором доминирует *Pleurozium schreberi* и имеется значительная примесь *Hylocomium splendens* и *Dicranum polysetum*. В подзоне северной тайги в этой ассоциации иногда встречаются виды, которые южнее свойственны лишь заболоченным лесам и олиготрофным болотам — *Ledum palustre*, *Empertum nigrum* (Рутковский, 1933; Виликайнен, 1957).

Эта ассоциация имеет широкий географический ареал. Ельник брусничный описывали в Карелии С. Усков (1930), В. И. Рутковский (1933), М. И. Виликайнен (1957). Ф. С. Яковлев и В. С. Воронова (1959) отмечали, что эта ассоциация встречается редко в подзоне средней тайги. В Архангельской обл. ее описывали Л. А. Соколова (1937), Д. Н. Сабуров (1972); в Республике Коми — Ф. В. Самбук (1932), В. Н. Андреев (1935), А. А. Корчагин (1940); на Урале — Е. И. Юргенсон (1958), К. Н. Игошина (1964); в Ленинградской обл. — А. А. Ниценко (1955); в Вологодской — Ф. В. Самбук (1927), А. П. Шиманюк (1931), А. А. Корчагин и М. В. Сенянинова-Корчагина (1957); на Севере Кировской обл. — А. Д. Смирнова (1943, 1951); в Костромской — А. Д. Смирнова (1936); в Подмосковье — Н. А. Коновалов (1929); в Тверской обл. — М. Л. Невский (1960); в Белоруссии — И. Д. Юркевич и др. (1971, 1979). В. А. Мартыненко (1999) отмечает, что в Республике Коми она встречается в северной и средней тайге.

Ельник черничный (Myrtillo—Piceetum)

Одна из основных ассоциаций ельников, широко распространенная в плакорных условиях. Характеризуется преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе черники и отсутствием или слабым распространением кислицы и других видов — показателей богатых почв (Сукачев, 1931). В подзоне северной тайги эта ассоциация сменяется воронично-черничным ельником. Максимального распространения она достигает в подзоне средней тайги, а в южной — постепенно уступает свои позиции ельникам кисличным. Эта одна из наиболее типичных ассоциаций ельников, где наиболее полно проявляются характерные черты темнохвойных бореальных лесов. Наличие сомкнутого древостоя ели создает сильное затенение нижних ярусов, что наряду с напряженной конкуренцией со стороны корневых систем ели обеспечивает высокую фитоценотическую замкнутость этих сообществ. Средняя сомкнутость древесного яруса — 0.7. Имеется постоянная примесь березы в древостое, реже — сосны и осины. Возобновление идет преимущественно елью, подрост других древесных видов встречается редко. В подлеске единственный постоянный вид — рябина (до 15 % покрытия). А. А. Корчагин (1956) выделял в Западном При-

тиманье асс. Piceetum sorboso-myrtillosum с примесью рябины в древесном ярусе. На наш взгляд, этого недостаточно для выделения особой ассоциации. Бонитет древостоя закономерно меняется в направлении с севера на юг от V (Андреев, 1935) и V—IV (Чертовской, Волосевич, 1967) в северной тайге и III (Смирнова, 1951) в средней тайге до II в Белоруссии (Юркевич и др. 1971, 1979).

Травяно-кустарничковый ярус беден, в нем присутствуют только таежные кустарнички (черника, брусника) и таежное мелкотравье. С высоким постоянством встречаются *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*, *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Calamagrostis arundinacea*. Среднее покрытие мохового яруса около 50 %. Наиболее обильный вид — *Pleurozium schreberi*, кроме него постоянны и иногда достигают высокого покрытия *Hylocomium splendens* (до 50 %), *Dicranum scoparium* (до 30 %), *D. polysetum* (до 80 %).

В ельнике черничном из 165 видов, встреченных в 156 описаниях, только 12 имели встречаемость от 20 до 70 % и могли быть использованы как дифференциальные. Из этих видов была сформирована группа дифференцирующих видов, которая включила *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Pteridium aquilinum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Oxalis acetosella*. Все эти виды свойственны больше кисличным ельникам. Сообщества с ними можно рассматривать как богатый вариант черничников.

Распределение этой группы видов по всей совокупности описаний ельников черничных было проверено с помощью критерия Кокрена. Распределение оказалось неравномерным и описания были разделены на две группы. Большинство видов дифференциальной группы имеют более высокое постоянство в богатых черничниках по сравнению с бедными. Только различия в постоянстве *Pteridium aquilinum* можно считать несущественными. Кроме того, на это деление отреагировало большое число видов, не входивших в дифференцирующую группу. Все эти виды имеют более высокое постоянство в богатых черничниках, а в бедных нет своих дифференцирующих видов. Аналогичное деление было получено и в черничных березняках (Василевич, 1996).

Независимо от этого деления в отдельную группу были выделены описания, в которых высокое покрытие имеет *Avenella flexuosa*. Такие сообщества нередко выделяют в особую ассоциацию луговиковых ельников, которая характеризуется несколько меньшей сомкнутостью древостоя и большей освещенностью под его пологом. Луговиковые ельники оказываются довольно близкими по флористическому составу к бедным черничникам, но несколько неожиданно они оказались сходными по высокому постоянству *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* и *Luzula pilosa* с богатыми черничниками. Эти виды никоим образом не свидетельствуют о большей освещенности под пологом луговиковых ельников. Это типичные виды так называемого таежного мелкотравья, приуроченные к сообществам темнохвойных лесов, хотя широко представлены и в производных мелколиственных лесах.

По механическому составу почвы под ельниками черничными варьируют от песчаных и супесчаных (Данилова, 1961; Дмитриева, 1973) до суглинистых (Смирнова, 1951; Корчагин, 1940; Архипов, 1932). Они поверхностно реже дерново-сильноподзолистые иллювиально-гумусово-железистые (Дмитриева, 1973; Никонов, Лебедева, 1976). На юге своего ареала, в Белорусском Полесье, ельник черничный занимает дерново-подзолисто-глеевые почвы с уровнем грунтовых вод летом 100—130 см. В ряду ельник неморальный → ельник кислично-черничный → ельник черничный ухудшается аэрация почвы и усиливается подзолообразование, увеличивается оторфованность подстилки и ухудшается режим снабжения растений

питательными веществами, прежде всего азотом и фосфором (Орлов и др., 1974). Чернично-зеленомошные ельники развиваются на грубогумусных подзолах и подзолистых почвах, а ельники кисличные — на модергумусных подзолистых почвах, которые характеризуются более быстрым разложением и гумификацией опада с образованием гумусового горизонта (Чертов, 1981).

Эта ассоциация имеет обширный географический ареал. Ее неоднократно описывали в северной тайге: В. В. Никонов и Р. М. Лебедева (1976) — в центральной части Кольского п-ова; В. И. Рутковский (1933) и К. И. Солоневич (1934) — в Северной Карелии; Л. А. Соколова (1937) — на водоразделе Онеги и Северной Двины; в районе Тиманского кряжа — В. Н. Андреев (1935) и А. А. Корчагин (1956); в бассейне р. Пинеги — Д. Н. Сабуров (1972); в бассейне р. Печоры — Ф. И. Самбук (1932) и А. А. Корчагин (1940).

Южнее, в подзонах средней и южной тайги, эта ассоциация встречается повсеместно. В южной Карелии ее описывали С. Усков (1930), М. И. Виликайнен (1957, 1971). Описания ельника черничного из Ленинградской обл. содержатся в работах С. Я. Соколова (1926), З. Н. Смирновой (1928), Н. А. Коновалова (1928), А. А. Ниценко (1960), С. А. Дыренкова и др. (1969), Е. В. Дмитриевой (1973). Для юга Архангельской обл. его приводят Ф. В. Самбук (1927) и С. С. Архипов (1932). В Вологодской обл. эта ассоциация отмечается в работах А. П. Шиманюка (1931), К. А. Гаврилова и В. Г. Карпова (1962), для Молого-Шекснинского междуречья ее приводят А. А. Корчагин и М. В. Сенянинова-Корчагина (1957). Ельник черничный с севера Кировской обл. описывала А. Д. Смирнова (1943, 1951). Встречается эта ассоциация в северной половине Нижегородской обл. (Кац, 1929; Аверкиев, 1929; Коновалов, Поварницын, 1931), в Костромской обл. (Смирнова, 1936), в Московской (Коновалов, 1929). Она часто приводится для южной и средней тайги Урала (Юргенсон, 1958; Данилова, 1961; Игошина, 1964; Данилова, Шавкунова, 1969). В Тверской обл. ее описывал М. Л. Невский (1960), на юге Псковской — В. С. Говорухин и Ф. Н. Мильков (1951), в Смоленской — П. Н. Овчинников (1930), В. М. Обновленский и Б. В. Гроздов (1934), Б. В. Гроздов (1950). Неоднократно описана она и в Белоруссии (Романов, Дубовик, 1967; Юркевич и др., 1971; 1979; Бойко и др., 1975).

Общей характеристике этой ассоциации посвящена статья Л. П. Рысина (1960), но он включал в нее и ельник воронично-черничный. Он писал, что там, где преобладают слабо дренированные территории, ельник черничный приурочен к повышенным элементам рельефа, а там, где дренированность в целом является удовлетворительной, к понижениям. Он также отмечал увеличение сомкнутости крон в этой ассоциации от северной тайги к южной и изменение бонитета от IV—V в подзоне северной тайги, III—IV — в средней тайге до II—III — в южной тайге и I—II — в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Это явно свидетельствует о том, что бонитет древостоя не может служить надежным критерием разграничения лесных растительных ассоциаций. К тому же бонитет древостоя может меняться в ходе роста (Дыренков, Чертов, 1975).

К этой же ассоциации следует отнести и ельник зеленомошный (Piceetum hylocomiosum), который от типичного ельника черничного отличается лишь слабо развитым травяно-кустарничковым ярусом. Флористическая бедность этого яруса говорит о том, что этот ельник является вариантом ельника черничного, но не исключено, что в некоторых случаях он связан с кисличным ельником. Трудно сказать, с чем связано низкое обилие кустарничков. Возможно, это стадия существования относительно молодых ельников с более сомкнутым и плотным древостоем. Многие авторы отмечают, что ельник зеленомошный приурочен к хорошо дренированным

участкам с супесчаными почвами (Цинзерлинг, 1932; Смирнова, 1943, 1951; Вилликайнен, 1957; Говорухин, Мильков, 1951), но и ельник черничный таких почв не избегает. С. Усков (1930) считал, что по мере увеличения заболачивания вместо травяно-кустарничкового яруса развивается мощный покров из *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, но такая смена маловероятна. Обычно чистые зеленомошные ельники встречаются небольшими участками и не занимают больших площадей, однако в Белоруссии они могут занимать около 25 % всей площади ельников (Юркевич и др., 1977). Зеленомошный ельник следует считать субассоциацией ельника черничного — Myrtillo—Piceetum hylocomietosum.

Ельники с высоким проективным покрытием *Avenella flexuosa*, несомненно, тесно связаны с ельником черничным и появляются под влиянием некоторого осветления древесного полога. Он имеет такой же бедный по флористическому составу травяно-кустарничковый ярус, в котором луговик обильнее, чем черника. Луговик встречается постоянно и в черничном ельнике, а приведенные в таблице дифференцирующие виды *Melampyrum pratense* и *Trientalis europaea* ничем не отличаются по экологии от остальных видов ельника черничного. Ельник с высоким обилием луговика следует рассматривать лишь в качестве субассоциации черничного ельника (avenelletosum flexuosae).

Эта субассоциация не занимает больших площадей и не играет заметной роли в растительном покрове таежной зоны. В литературе сведения о ней также не очень

Фитоценотическая характеристика черничных ельников

Названия видов	Myrtillo—Piceetum										Vaccinio—Piceetum	
	Все описания		Луговиковый		Черничник бедный		Черничник богатый		Зеленомошный			
Число описаний	176		11		43		122		9		4	
Сомкнутость крон	0.7		0.7		0.7		0.7		0.7		0.7	
Древостой												
Picea abies	0.9	100	0.9	100	0.9	100	0.8	100	1.0	100	0.9	4
Betula pendula		74		45		61		82		56		2
Populus tremula		36				14		47		11		
Pinus sylvestris		53		45		58		52		22	0.1	4
Alnus incana										11		
Подрост												
Picea abies	6	91	5	82	5	89	7	92	6	89	5	3
Betula pendula		20				26		19		11		
Pinus sylvestris		3		9		2		3		11		
Alnus incana		3		9		2		17				
Quercus robur		6				5		7				
Populus tremula										11		1
Подлесок												
Sorbus aucuparia	2	90	2	37	1	88	2	93	1	89		2
Juniperus communis		16		36		16		15		22		1
Rosa acicularis		7		9		2		8				
Frangula alnus										44		
Травяной ярус												
Vaccinium myrtillus	30	98	7	91	34	100	31	98	2	100	8	4
Vaccinium vitis-idaea	3	89	1	55	3	86	3	93	1	67	34	4

Названия видов	Myrtillo—Piceetum										Vaccinio—Piceetum	
	Все описания		Луговиковый		Черничник бедный		Черничник богатый		Зеленомошный			
Число описаний	176		11		43		122		9		4	
Сомкнутость крон	0.7		0.7		0.7		0.7		0.7		0.7	
Maianthemum bifolium	4	88	8	100	2	63	4	95	3	67		
Luzula pilosa		85		91		77		89		100		2
Avenella flexuosa	4	68	27	100	3	81	2	61		56		3
Trientalis europaea		26	1	82		30		20		44		1
Melampyrum pratense		53	1	73		63		48		56		4
Oxalis acetosella	2	48	1	18		9	3	64		11		1
Rubus saxatilis	1	46	1	18			1	63		33		
Solidago virgaurea		22		18		5		29		44		
Dryopteris carthusiana		38		27		14		47		33		
Gymnocarpium dryopteris		16						23				
Calamagrostis arundinacea	2	61				25	3	79		44		2
Convallaria majalis		31				5		43		11		
Orthilia secunda		21		9		9		26				
Equisetum sylvaticum		20		9		9		25		11		
Pteridium aquilinum		15				7		20		33		
Melampyrum sylvaticum		28		9				39				
Linnaea borealis		31		18		13		38				
Melica nutans		9		9		2		12				
Lycopodium annotinum		20				21		22				1
Anemone nemorosa		10				2		12				
Goodyera repens		10		18		2		13				
Geranium sylvaticum		10		9		2		13				
Carex digitata		2		18		5						
Carex globularis		8				19		5				
Pyrola rotundifolia										11		
Deschampsia cespitosa										11		
Calluna vulgaris										22		
Моховой ярус												
Pleurozium schreberi	28	98	41	100	33	98	24	97	38	100	55	4
Hylocomium splendens	9	80	6	71	8	72	10	86	14	100	4	3
Dicranum scoparium	2	52	2	41	1	46	2	56	2	67	3	2
D. polysetum	8	72	7	71	11	86	6	66	18	100	13	4
Sphagnum girgensohnii	1	29	3	30	2	36	1	25	2	44		1
Rhytidiadelphus triquetrus		22		6		10	1	30		11		
Ptilium crista-castrensis		11				12		12		33		
Polytrichum commune	1	31	1	24	2	36		33		44		
Rhodobryum roseum										22		
Лишайники												
Cladina arbuscula										11	3	3
C. rangiferina											2	3

Примечание. В правой части колонок — среднее проективное покрытие, в левой — постоянство. В таблицу включены только те виды, которые имеют постоянство не ниже 10 %, хотя бы в одной группе описаний.

велики. Впервые ее описал в окрестностях г. Ленинграда Н. А. Коновалов (1928). В Хибинских горах ее описывал А. А. Коровкин (1934) под названием Sparsae—Piceetum graminosum. Это уже еловое редколесье, где травяной покров несколько богаче и содержит ряд луговых видов, таких как *Anthoxanthum odoratum*, *Solidago virgaurea*. На верхней границе леса в горах Северного Урала ее описал А. А. Корчагин (1940) под названиями Piceetum deschampsioso-myrtillosum и P. empetroso-deschampsiosum. Сомкнутость древостоя в этих условиях 0.4—0.5, высота древостоя 5—7 м. Эта субассоциация не идет на юг далее подзоны средней тайги, так как *Avenella flexuosa* южнее становится довольно редким видом и не образует сообществ даже на вырубках.

Ельник воронично-черничный (Empetro—Piceetum)

Ю. Д. Цинзерлинг (1932) отмечал, что эта ассоциация сменяет на севере обычный ельник черничный и характеризуется доминированием в травяно-кустарничковом ярусе наряду с *Vaccinium myrtillus* ряда видов, которые южнее встречаются только в заболоченных лесах и на олиготрофных болотах (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Betula nana*). Эти кустарнички выходят в подзоне северной тайги на суходолы не только в ельниках, но и в других лесных формациях. Видимо, это можно объяснить тем, что климат в северной тайге значительно более влажный: возрастает отношение осадков к испарению, более высоким становится уровень грунтовых вод, увеличивается влажность воздуха. В воронично-черничном ельнике корни кустарничков находятся в условиях достаточно высокого увлажнения, а поверхность почвы еще довольно суха, что препятствует появлению на ней сфагновых мхов.

В этой ассоциации встречаются и другие виды, свидетельствующие о повышенном увлажнении: *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis*, *Rubus arcticus*. О северном положении этой ассоциации свидетельствует также значительное постоянство *Chamaepericlymenum suecicum* и *Nephroma arcticum*. В хорошо развитом моховом покрове доминируют *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*, встречаются *Dicranum scoparium*, *Polytrichum commune*. Значительно участие лишайников, среди которых основными являются *Cladina rangiferina*, *C. mitis*, *C. stellaris*.

Древостой этой ассоциации в связи с ее северным положением отличается высоким участием березы (0.2—0.3). Сомкнутость древостоя падает от 0.7 до 0.3—0.4 по направлению к северной границе леса. Бонитет древостоя меняется от IV до Vб.

Эту ассоциацию неоднократно описывали в подзоне северной тайги. Встречается она на Кольском п-ове (Аврорин и др., 1936; Паршевников, Чертовской, 1961; Никонов, Лебедева, 1976). Сюда же можно отнести и Sparsae—Piceetum empetroso-myrtillosum А. А. Коровкина (1934) с сомкнутостью крон 0.1—0.2, так как по нижним ярусам она ничем не отличается от типичного воронично-черничного ельника. Неоднократно она была описана и в Северной Карелии (Соколов, 1926 — Piceetum hylocomiosum; Солоневич, 1934; Яковлев, Воронова, 1959; Виликайнен и др., 1977). Для севера Архангельской обл. ее приводят Л. А. Соколова (1937) и А. М. Леонтьев (1937), который выделял в отдельную ассоциацию Piceetum myrtilloso-cornosum сообщества с высоким обилием *Chamaepericlymenum suecicum*. На севере Республики Коми эту ассоциацию описывали Ф. В. Самбук (1932), В. Н. Андреев (1935 — P. hylocomiosum), А. А. Корчагин (1940), а на Полярном Урале — В. Б. Сочава (1927) под названием Hypnopiceetum betulosum и В. Ю. Не-

шатаева и В. А. Демьянов (2002). В обзоре еловых лесов Республики Коми (Мартыненко, 1999) эта ассоциация не приводится, но даны ассоциации ельник хвощово-чернично-зеленомошный и ельник осоково-чернично-зеленомошный, в которых обильны *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis* и *Rubus chamaemorus*.

Но в подзоне северной тайги встречается и ельник черничный. Взаимоотношения между этими ассоциациями не ясны, геоботаники их никогда не анализировали. Можно только предполагать, что ельник черничный занимает более сухие почвы, чем ельник воронично-черничный, о чем свидетельствует наличие в последней ассоциации таких видов, как *Cares globularis* и *Equisetum sylvaticum*.

H. Passarge (1971) выделил 3 группы сообществ еловых лесов Центральной Европы, различающиеся по богатству почвы. Наиболее бедные — ельники брусничные. Для этой группы характерны постоянная примесь сосны и отсутствие кустарникового яруса. Основные виды травяного яруса — *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Avenella flexuosa*, а моховой ярус образован *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum formosum*. Эту группу сообществ Passarge предлагал рассматривать в качестве союза Vaccinio vitis-idaeae—Piceion. Если бы западноевропейские геоботаники приняли это предложение, то классификация еловых лесов Европы стала бы ближе к классификации ельников в России и Скандинавии. Экологические различия между ассоциациями при сохранении флористического принципа их выделения стали бы более определенными.

Acc. Piceetum fennoscandicum Br.-Bl. 1939 встречается в северо-восточной Польше и характеризуется доминированием в травяном ярусе *Vaccinium myrtillus*, а в моховом — *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*. Виды широколиственных лесов играют в ней незначительную роль (Endler, 1979). Синонимами этой ассоциации являются Piceetum vacciniosum и P. myrtillosum Коновалова (Braun-Blanquet et al., 1939).

Еловые леса Чехии подразделены на 7 ассоциаций (Jirásek, 1996). В характерные комбинации видов (с постоянством IV—V классов) всех этих ассоциаций или 6 из них входят *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis villosa*, *Trientalis europaea*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum*. Но из этого не следует, что все эти ассоциации или какая-то одна из них соответствуют ельнику черничному. Иные виды характерных комбинаций мешают этому.

Больше соответствует ельнику черничному асс. Vaccinio myrtilli—Piceetum, в которой хорошо развит моховой ярус из *Polytrichum attenuatum*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. В травяном ярусе преобладают *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Avenella flexuosa* и постоянно встречаются *Maianthemum bifolium*, *Calamagrostis arundinacea* (на более сухих и светлых местах), *Melampyrum sylvaticum*, *Dryopteris carthusiana*, *Oxalis acetosella*, но кроме них имеется ряд видов, отсутствующих в восточноевропейских ельниках: *Prenanthes purpurea*, *Gentiana asclepiadea*, *Athyrium alpestre* и обильна *Homogyne alpina* (Kubiček, Jurko, 1975). С точки зрения сторонников флористической классификации, это иная ассоциация.

В Гарце, одном из самых северных горных массивов центральной Европы, где встречаются ельники, описана асс. Betulo carpaticae—Piceetum Stöcker 1967. В этой ассоциации отсутствуют альпийские, субальпийские и южноевропейские горные виды, а преобладают бореальные. В верхнем древесном ярусе господствует ель, а береза и рябина обильны в нижнем древесном ярусе. В травяном ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus* и закономерно встречается *V. vitis-idaea*, малообильны *Avenella flexuosa*, *Dryopteris austriaca*, *Huperzia selago*, очень редки *Trientalis europaea*, *Cal-*

luna vulgaris. В моховом ярусе высокое покрытие имеют *Rhytidiadelphus loreus*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum formosum*, *Dicranum majus*, *D. scoparium*. Только несколько океанических видов мохового яруса отличают эту ассоциацию от восточноевропейских черничных ельников.

Естественные елово-пихтовые леса гор Центральной Европы и Альп включены в асс. Vaccinio vitis-idaeae—Abietetum Oberd. 1957. Это более бореально-континентальные по сравнению с Luzulo—Abietetum леса, распространенные на запад до Шварцвальда в юго-западной Германии. В травяном ярусе господствуют черника, брусника и луговик. Хорошо развит моховой ярус из *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum* (Austin, 1991; Seibert, 1992).

В асс. Piceetum subalpinum Br.-Bl. 1939 также доминирует *Vaccinium myrtillus*, обильны и постоянны *Polytrichum formosum*, *Avenella flexuosa*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (Guinochet, 1939). Это — климаксовая ассоциация субальпийского пояса гор Европы. Основные виды те же, что и в ельниках черничных России, но характерные виды этой ассоциации: *Lycopodium annotinum*, *Listera cordata*, *Luzula luzulina*, *Plagiothecium undulatum*, *Moneses uniflora*, *Lonicera nigra*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus loreus* (Braun-Blanquet, 1950). Далеко не все из этих видов могут считаться характерными для ельников черничных России. В этой ассоциации выделяются субассоциации myrtilletosum, sphagnetosum, vaccinietosum vitis-idaea. На юге ареала ели в горах Европы, в Словении встречается асс. Avenello flexuosae—Piceetum Wrabler, 1969. Характерные виды этой ассоциации: *Avenella flexuosa*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus hirtus*, *Calluna vulgaris*, а экологически дифференциальные виды — *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* (Zupančič, 1999). В Скандинавии выделяют тип сообществ Picea abies—Vaccinium myrtillus, в котором в травяном ярусе доминируют *Avenella flexuosa* и *Vaccinium myrtillus*, а в моховом — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и несколько видов *Dicranum* (Pählsson, 1994), который соответствует Eu—Piceetum myrtilletosum (Kielland-Lund, 1981).

Большинство лесных ассоциаций, выделяемых западноевропейскими геоботаниками, охватывает очень широкую амплитуду условий среды, и говорить об их полном соответствии каким-либо принятым в нашей стране ассоциациям не приходится.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49629).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., *Волкова Л. А.* Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol. 7. Suppl. 1. 390 p.

Аверкиев Д. С. Растительность Заветлужья Красно-Баковского уезда // Предв. отч. о раб. Нижегород. геобот. экспед. в 1928 г. 1929. Вып. 4. С. 43—53.

Аврорин Н. А., *Качурин М. Х.*, *Коровкин А. А.* Материалы по растительности Хибинских гор // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Кольская. 1936. Вып. 11. С. 3—95.

Андреев В. Н. Лесная растительность Южного Тимана // Тр. Полярн. ком. АН СССР. 1935. Вып. 24. С. 7—64.

Архипов С. С. Заболачивание и типы лесов Котласского леспромхоза. М., 1932. 71 с.

Бойко А. В., *Сидорович Е. А.*, *Моисеева А. Б.* Экспериментальные исследования природных комплексов Березинского заповедника. Минск, 1975. 376 с.

Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т 81. № 11. С. 1—13.

Великайнен М. И. О флоре еловых лесов Карелии // Тр. Карел. Фил. АН СССР. 1957. Вып. 7. С. 5—14.

Великайнен М. И. Типологическая характеристика объектов исследований // Лесн. раст. ресур. Карелии. 1971. С. 7—21.

Великайнен М. И., Воронова Т. Г., Щербаков Н. М. Фитоценотическая и хозяйственная характеристика основных типов еловых лесов Прибеломорской низменности // Биол. и хоз. продуктивн. лесн. фитоцен. Карелии. Петрозаводск, 1977. С. 4—14.

Гаврилов К. А., Карпов В. Г. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Тр. ин-та леса. 1962. Т. 52. С. 5—118.

Говорухин В. С., Мильков Ф. Н. Леса восточной части Великолукской обл. // Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та. 1951. Т. 17. С. 193—218.

Гроздов Б. В. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск. 1955. 55 с.

Данилова М. М. Еловые леса средней тайги Пермской области // Уч. зап. Перм. ун-та. 1961. Т. 18. Вып. 3. С. 11—19.

Данилова М. М., Шавкунова В. Ф. Леса бассейна р. Вишеры // Уч. зап. Перм. пед. ин-та. 1969. Т. 68. С. 3—18.

Дмитриева Е. В. Ельники западной части Карельского перешейка // Лесоведение. 1973. № 2. С. 51—64.

Дыренков С. А., Адашевская О. Р., Федорчук В. Н. Ельники Вепсовской возвышенности // Сб. науч.-иссл. работ по лесн. хоз. 1969. Вып. 12. С. 103—122.

Дыренков С. А., Чертов О. Г. Лесная типология в СССР и за рубежом // Итоги науки и техники. Сер. лесоведение и лесоводство. 1975. Т. 1. С. 190—259.

Игошина К. Н. Растительность Урала // Тр. БИН. Сер. 3. 1964. Вып. 16. С. 83—230.

Кац Н. Я. Растительность правобережья Красно-Баковского уезда // Предв. отчет о раб. Нижегород. геобот. экспед. в 1928 г. 1929. Вып. 4. С. 33—41.

Коновалов Н. А. Лесные ассоциации северо-западной части Вартемягской дачи Парголовского учебно-опытного лесничества Ленинградского лесного института. 1928. Вып. 1. С. 165—187.

Коновалов Н. А. Типы леса подмосковных опытных лесничеств // Тр. по лесн. опытн. делу. 1929. Вып. 5. 158 с.

Коновалов Н. А., Поварницын В. А. Лесные ассоциации Баковского лесничества Бакопытлесхоза Нижегородского края // Прир. и хоз. уч.-опытн. лесн. Ленингр. лесотехн. акад. 1931. Вып. 2. С. 252—303.

Коровкин А. А. Геоботанический очерк Хибинского массива // Изв. ГГО. 1934. Т. 66. Вып. 6. С. 787—825.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печорско-Илычского заповедника // Тр. Печорско-Илыч. запов. 1940. Вып. 2. С. 5—412.

Корчагин А. А. Еловые леса Западного Притиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы // Уч. зап. ЛГУ. Сер. геогр. 1956. Вып. 11. С. 111—239.

Корчагин А. А., Сенянинова-Корчагина М. В. Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвин. запов. 1957. Вып. 4. С. 291—402.

Леонтьев А. М. Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края // Тр. БИН. Сер. 3. 1937. Вып. 2. С. 81—222.

Мартыненко В. А. Еловые леса // Леса Республики Коми. М., 1999. С. 134—163.

Невский М. Л. Растительность Калининской области // Прир. и хоз. Калин. обл. Калинин, 1960. С. 287—389.

Нешатаева В. Ю., Демьянов В. А. Лесная растительность Полярного Урала в верхнем течении р. Собь // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С. 90—109.

Никонов В. В., Лебедева Р. М. Ель и еловые леса в центральной части Кольского полуострова // Изучение расти. ресур. Мурман. обл. Апатиты, 1976. С. 53—64.

Ниценко А. А. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1960. Вып. 2. С. 5—16.

Обновленский В. М., Гроздов Б. В. Ельники на водоразделах и естественное возобновление их при сплошно-лесосечных рубках. Смоленск, 1934. 116 с.

Овчинников П. Н. Основные черты растительности северо-западной части Бельского уезда Смоленской губернии // Тр. об-ва изуч. прир. Смоленск. края. 1930. Т. 5. С. 65—78.

Орлов А. Я., Кошельков С. П., Осипов В. В., Соколов А. А. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М., 1974. 230 с.

Паршевников А. Л., Чертовской В. Г. Типы еловых лесов и почвы Терского лесхоза // Леса Кольского полуострова и их возобновление. М., 1961. С. 40—62.

Романов В. С., Дубовик Г. Г. К характеристике состава еловых лесов Беловежской пущи // Ботаника. Исслед. 1967. Вып. 9. С. 232—237.
Рутковский В. И. Типы лесов Кемского края // Тр. ин-та по изуч. леса. 1933. Т. 1. С. 1—96.
Рысин Л. П. Ассоциация «ельник—черничник» (Piceetum myrtillosum) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 3. С. 103—115.
Рысин Л. П., Савельева Л. И. Еловые леса России. М., 2002. 335 с.
Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. Л., 1972. 172 с.
Самбук Ф. В. Растительные ассоциации на желто-подзолистых почвах Коношской дачи Вологодской губернии // Журнал русского бот. об-ва. 1927. Т. 12. № 1—2. С. 33—55.
Самбук Ф. В. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932. Вып. 24. С. 63—245.
Смирнова А. Д. К вопросу о структуре еловых лесов Приветлужья // Уч. зап. Горьковск. ун-та. 1936. Вып. 5. С. 119—134.
Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 5. С. 171—180.
Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области. Ч. 1 // Уч. зап. Горьковск. ун-та. 1951. Вып. 19. С. 195—233.
Смирнова З. Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергоф. ест.-научн. ин-та. 1928. № 5. С. 119—259.
Соколов С. Я. Рекогносцировочное исследование типов леса Лисинского лесничества // Лесоведение и лесоводство. 1926. № 3. С. 135—154.
Соколова Л. А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова // Тр. БИН. Сер. 3. 1937. Вып. 2. С. 9—81.
Солоневич К. И. Геоботанический очерк района западной части Кемь-Ухтинского тракта // Тр. БИН. Сер. геоботаника. 1934. Вып. 1. С. 53—84.
Сочава В. Б. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1927. Вып. 21. С. 1—78.
Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.; Л., 1931. 325 с.
Усков С. Типы лесов Карелии. Петрозаводск, 1930. 87 с.
Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. геоморфол. ин-та. 1932. Вып. 4. 377 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
Чертов О. Г. Экология лесных земель. Л., 1981. 192 с.
Чертовской В. Г., Волосевич И. В. Основные типы сосновых и еловых северотаежных лесов // Вопр. таежн. лесоводства на Европ. Севере. 1967. С. 23—35.
Шиманюк А. П. Опыт изучения северных лесов. М.; Л., 1931. 104 с.
Юргенсон Е. И. Ельники Прикамья. Пермь, 1958. 75 с.
Юркевич И. Д., Голод Д. С., Парфенов В. И. Типы и ассоциации еловых лесов. Минск, 1971. 352 с.
Юркевич И. Д., Ловчий Н. Ф., Гельтман В. С. Леса Белорусского Полесья. Минск, 1977. 288 с.
Юркевич И. Д., Голод Д. С., Адерихо В. С. Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование. Минск, 1979. 247 с.
Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 190 с.
Austin H. Die Waldgesellschaften des Oberpfälzer Waldes // Hoppea. 1991. Vol. 51. 330 s.
Braun-Blanquet J. Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens. V // Vegetatio. 1950. Vol. 2. N 2—3. S. 214—238.
Braun-Blanquet J., Sissingh G., Vlieger J. Klasse der Vaccinio—Piceetea // Prodr. der Pflanzengesellsch. 1939. Vol. 6. 123 s.
Endler Z. Analiza geobotaniczna borów Wsniesień Piłackich // Fragm Flor. et geobot. 1979. Vol. 25. N 4. S. 509—562.
Guinochet M. Observations sur la végétation des étages montagnard et subalpin dans le bassin du Giffre (Haute-Savois). III. Le climax de l'étage subalpin, sa genèse et ses stages du degradation // Rev. Gener. Bot. 1939. N 611. P. 671—688.
Jirasek J. Společenstva přirozenych smrčin Česke republiky // Preslia. 1996. Vol. 67. N 3—4. S. 225—259.
Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO-Norwegens // Phytocoenologia. 1981. Vol. 9. N 1—2. S. 53—250.
Kubiček F., Jurko A. Waldgesellschaften des östlichen Orava-Gebietes // Biol. Prace. 1975. Vol. 21. N 3. S. 85—128.
Pählsson L. Vegetationstyper i Norden. Stockholm, 1994. 627 p.
Passarge H. Zur soziologischen Gliederung mitteleuropäischen Fichtenwälder // Feddes Repert. 1971. Bd 81. N 8—9. S. 577—604.

Seibert P. Klasse Vaccinio—Piceetea // Süddeutsche Pflanzengesellschaften. 1992. Teil 2. Jena. S. 53—80.
Stöcker G. Der Karpatenbirken-Fichtenwald des Hochharzes // Pflanzensoziologie. Jena. 1967. Bd 15. 123 S.
Zupančič M. Spruce forests in Slovenia // Razr. za narovosl. vede. 1999. Vol. 36. 212 p.

SUMMARY

The association group of bilberry-spruce forests includes three associations: Vaccinio—Piceetum, Myrtillo—Piceetum and Empetro—Piceetum. Two subassociations were included in Myrtillo—Piceetum: spruce forests with high abundance of *Avenella flexuosa* and spruce communities with very poor cover of herb layer. Ass. Myrtillo—Piceetum is the main association of upland spruce forests in middle boreal zone. The geographical range of Empetro—Piceetum is limited by north boreal zone. Vaccinio—Piceetum occurs rarely, but throughout the boreal zone.

УДК 581.9 (571.663)

© П. В. Крестов

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВОВ

P. V. KRESTOV. PLANT COVER OF COMMANDER ISLANDS

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостоку, 159
Тел. +7(4232)310405
факс +7(4232)310193
E-mail: krestov@vtc.ru
Поступила 16.02.2004
Окончательный вариант получен 18.05.2004

Растительность Командорских островов на основе 85 описаний отнесена к 10 типам сообществ ранга ассоциаций, 3 — ранга субассоциаций, 5 — ранга вариантов. Сообщества, составляющие основу растительного покрова островов, представляют 3 класса, характерные для Арктики и субальпийского и альпийского поясов бореальной зоны. К классу Betulo ermanii —Ranunculetea acris отнесены сообщества Trollius riederianus и Sorbus sambucifolia, к классу Loiseleurio—Vaccinetea — ассоциации Artemisio arcticae —Arnicetum unalaschcensis и Vaccinio uliginosae—Empetretum nigrae, к классу Scheuchzerio—Caricetea nigrae — ассоциации Plantagi macrocarpae—Baeothryetum cespitosi. Установлено большое сходство сообществ класса Loiseleurio—Vaccinetea, зональных для Командор, с альпийской растительностью южной Камчатки и северных Курил. Эти сообщества существенно отличаются от тундровой растительности Чукотки, Аляски и Алеутских островов. Подтверждена принадлежность Командорских островов к океаническому сектору субарктической подзоны в схеме геоботанического районирования.

Ключевые слова: Scheuchzerio—Caricetea, Loiseleurio—Vaccinetea, Betulo-Ranunculetea, Берингия, Командорские острова, Алеутские острова, миграция, биоклимат, океанический сектор, субарктика.

Растительность Командорских островов внешне резко контрастирует с растительностью прилежащих территорий Камчатки, Корякии и северных Курил, отличаясь доминированием тундр и полным отсутствием как лесных, так и стланиковых сообществ. По физиогномическим признакам она имеет наибольшее сходство с растительностью других островов Алеутской гряды (Hultén, 1960, 1973; Шмидт, 1975) и приморских районов Чукотки. Тем не менее географическая близость к Камчатке (наименьшее расстояние до п-ова Камчатского 180 км, тогда как до ближайшего о-ва Атту 430 км), по-видимому, объясняет отмеченное еще Г. В. Стеллером (1995) и констатируемое многими исследователями (Васильев, 1957; Пономарева, Яницкая, 1991), большее сходство флор Командор и Камчатки.

Растительности Командорских островов в отличие от флоры[1] уделялось чрезвычайно мало внимания. Первым ее исследованием, основанным на геоботанических описаниях, стала работа К. Д. Степановой и Г. А. Белой (1969), опубликованная по результатам 2 экспедиций 1962 и 1965 гг. Однако из-за малого количества описаний, сделанных в период с 20 по 31 августа 1965 г. на островах Беринга (10) и Медный (6), эта характеристика растительности выглядит слишком общей.

[1] См. сводки Б. А. Федченко (Fedtschenko, 1903), В. Н. Васильева (1957) и др. (Трасс, Леллеп, 1963).

В работе Е. О. Пономаревой и Т. О. Яницкой (1991) дана более детальная характеристика растительности. Впервые ими приведена классификация, включающая 3 группы типов сообществ: кустарничковых, травяных и кустарниковых. Вслед за К. В. Станюковичем (1973) выделяются 2 из 3 выделенных этим автором высотных пояса: гемикриофитный кустарниково-луговой и эукриофитный лугово-тундровый. Также впервые приведена картосхема растительности масштаба 1 : 125 000, легенда которой включает 10 выделов растительности, распределенных в 4 крупные группы: морских побережий, равнинная, гемикриофитного пояса и эукриофитного пояса. Однако 29 геоботанических описаний, сделанных на 3 геоботанических профилях, представляются недостаточным материалом для обобщений такого уровня, учитывая сложный мозаичный характер растительности островов.

В целом фрагментарная изученность растительности Командорских островов на фоне относительно хорошо изученной флоры во многом объясняет продолжающиеся дискуссии об их фитогеографических позициях. В пояснительных текстах к геоботаническим картам (Геоботаническая..., 1955; Лукичева, 1956) растительность Командор характеризуется в основном как луговая с незначительным участием тундр. Число неточностей увеличивает В. Н. Васильев (1957), констатируя наличие «небольших зарослей кедрового стланика, маленьких рощиц Эрмановой каменной березы» и «зарослей ивняков по берегам рек» (Васильев, 1957 : 10). Надо сказать, что каменная береза в чистом виде отсутствует на Командорах, а единичными полустелющимися кустами в тундрах представлен ее гибрид с *Betula exilis*, описанный В. Ю. Баркаловым (1984) с о-ва Парамушир как *B. paramushirensis*. Единственный и последний сбор кедрового стланика сделан на о-ве Медный в начале 1930-х годов, а «ивняки» представлены достигающими крупных размеров *Salix alaxensis*, *S. arctica* subsp. *crassijulis* и *S. lanata*. Данные неточности при характеристике растительного покрова Командор предопределили в свою очередь ошибочные фитогеографические заключения. Б. П. Колесников (1961) относит Командорские острова к северотихоокеанской (Камчатской) лугово-лиственно-лесной области, характеризуя область в целом как лесную. L. Hämet-Ahti с соавт. (1974) относят Командоры к средней подзоне бореальной зоны, характеризуемой как хвойно-лесная. И, наконец, Станюкович (1973) подытоживает результаты виртуальных исследований растительности Командор выделением трех высотных поясов: «(1) разорванная полоса или пятна каменной березы... (2) гемикриофитный кустарниково-луговой пояс с тундрами и высокотравьями... (3) эукриофитный лугово-тундровый пояс...» (Станюкович, 1973 : 97—98).

Таким образом, современное состояние достоверных знаний по растительности Командорских островов остается крайне неудовлетворительным, поэтому задача характеристики растительного покрова представляется нам актуальной. Цель данной работы — охарактеризовать растительность, провести сравнительный анализ флоры и растительности Командорских островов с флорой и растительностью прилежащих территорий и определить их место в схеме фитогеографической зональности.

Физико-географические условия

Командорские острова являются западной оконечностью Алеутской островной дуги, ограничивающей с юга Берингово море. Архипелаг включает в себя около 15 островов разного размера, наиболее крупными из которых являются о-в Беринга и о-в Медный (рис. 1). Острова Топорков и Арий Камень площадью менее 0.5 км^2 каждый находятся на расстоянии соответственно 4 и 10 км к западу от мыса Вход-

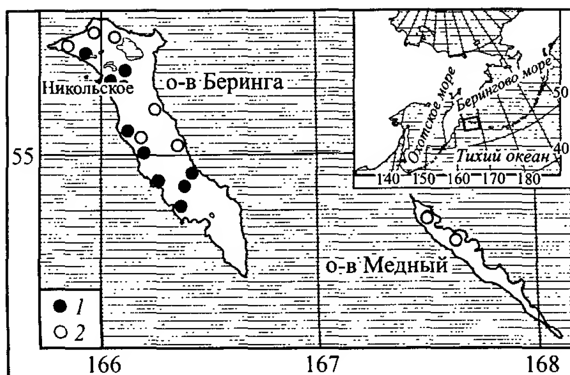


Рис. 1. Командорские острова и места сборов автора в 2003 г. (*1*) и К. Д. Степановой в 1965 г. (*2*).

ной Риф (о-в Беринга). Остальные острова — это в основном отдельно стоящие скалы, которые размещаются в непосредственной близости от берегов островов Беринга и Медного. Высоты о-ва Беринга составляют 150—755 м над ур. м., наивысшая точка — гора Стеллера (755 м); о-в Медный немного ниже — 360—647 м, наивысшая точка — гора Стейнегера (647 м).

Климат на островах океанический и формируется под влиянием холодного арктического течения Oya-shio, идущего вдоль восточного побережья Камчатки, Курильской цепи, Хоккайдо и достигающего северной части о-ва Хонсю (Box, 2003). Несмотря на высокие для 55° с. ш. среднегодовые температуры, достигающие 2.1° и 2.8 °С для островов Беринга и Медного соответственно (Справочник..., 1966), годовая амплитуда низка (15 °С разница между летним максимумом и зимним минимумом) и вегетационный период характеризуется довольно суровым температурным режимом. По данным «Справочника по климату СССР» (1966), средняя температура августа (самый теплый месяц) на островах 10.5 °С (табл. 1), а число дней с

ТАБЛИЦА 1

Основные характеристики климата Командорских островов и прилежащих территорий

Метеостанция	Широта, °N	Долгота, °E	Wk	Средняя температура, °С			Среднегодовое количество осадков, мм
				года	холодного месяца	теплого месяца	
С. Никольское (о-в Беринга)	55.2	166.0	13.0	2.1	−4.0	10.5	470
С. Преображенское (о-в Медный)	54.8	167.5	13.3	2.8	−2.4	10.6	788
О-в Шумшу (Курилы)	50.7	156.1	15.6	1.6	−6.8	10.8	1245
Пос. Усть-Камчатск (п-ов Камчатка)	56.2	162.5	19.0	−0.9	−12.4	12.2	—
Г. Петропавловск-Камчатский	53.0	158.7	25.2	0.7	−9.4	12.1	1335
Мыс. Лопатка (п-ов Камчатка)	50.9	156.7	11.1	1.1	−6.9	9.4	—
О-в Атту (Алеутские острова)	52.9	173.2	15.3	3.8	−1.0	10.3	1337
О-в Амчитка (Алеутские острова)	51.4	179.2	9.9	3.7	−0.3	8.8	906
О-в Адак (Алеутские острова)*	51.9	176.6	17.2	4.7	0.4	10.7	1562
Г. Анадырь (Чукотка)	64.7	177.5		−7.4	−22.7	10.5	312

Примечание. Характеристики климата для территории России даны по «Справочнику...» (1966, 1969), для территории США — по Leslie, 1985. Все станции расположены в нижнем горном поясе в интервале высот 10—100 м над ур. м. Wk — тепловой индекс Кира. Звездочкой отмечена станция, находящаяся в западном полушарии.

температурой, превышающей 5 °С, составляет 119. Температура выше 10 °С поднимается только в течение 34 дней.

Другим важным фактором, определяющим облик растительного покрова, являются атмосферные осадки. При 470 мм на о-ве Беринга и 788 мм на о-ве Медном (Справочник..., 1966) и низких летних температурах обеспечиваются достаточный для вегетации уровень влажности и отсутствие дефицита влаги на островах. Индекс увлажнения, рассчитываемый как отношение годового количества осадков к потенциальной эвапотранспирации, превышает единицу (Box, 2003). Особое значение в распределении растительности имеет снеговой покров, достигающий мощности 70—90 см и составляющий 40 % годовых осадков. Снежный покров устанавливается в октябре—ноябре и почти сразу происходит его перераспределение по элементам рельефа: накапливаясь в узких распадках и долинах и достигая мощности до 10— 15 м, снег почти полностью сдувается с выпуклых участков. Перераспределение снега приводит к его неравномерному стаиванию и соответственно удлинению или укорачиванию длительности вегетационного периода растений в отдельных местообитаниях.

Материал и методы

База фитоценотических данных включает 69 оригинальных геоботанических описаний, сделанных автором во время полевых работ в сентябре 2003 г., и 16 геоботанических описаний, сделанных К. Д. Степановой в 1965 г., хранящихся в фитоценарии лаборатории геоботаники Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН.

Для сравнения флор в анализ были вовлечены базы данных по флорам: Командорских островов, созданная на основе имеющихся литературных источников (Васильев, 1957; Сосудистые..., 1985—1996) и оригинальных данных (1); Курильских островов (Баркалов, 1998; Barkalov, 2000) (2); Алеутских островов, созданная на основе имеющихся литературных источников (Tatewaki, Kobayashi, 1934; Walker, 1945; Kindschy, O'Connell, 1959; Hultén, 1960, 1968, 1973; Shacklette et al., 1969; Hein, 1976; Byrd, 1984; Talbot, Talbot, 1994 (3); и северной Пацифики, включающая более 28 000 наименований таксонов и данные по распространению видов в Сибири, на Дальнем Востоке, западе Северной Америки, в Японии, северо-восточном Китае, Корее, Монголии, составленная на основе большого количества литературных источников (4).

Фитосоциологическая классификация осуществлена по методу Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). На первом этапе описания были сгруппированы во флористически однородные группы с помощью двунаправленного индикаторного анализа (Hill, 1979). Далее для каждой группы была построена валовая таблица, показывающая значимость видов во всех описаниях в группе. Описания в группах были сравнены между собой для выяснения интегрированности группы с помощью индекса сходства Серенсена (Sørensen, 1948). Дифференцирующая таблица, показывающая встречаемость и значимость видов, была использована для сравнения групп между собой. Каждая группа была отнесена к определенному уровню иерархии: ассоциации, субассоциации или варианту. Выделенные единицы растительности получили наименование в соответствии с Кодексом фитосоциологической номенклатуры (Weber et al., 2000). На основе принятой иерархии групп была построена диагностическая таблица с помощью программы VTab Ecosystem Reporter (Emanuel, 1999). Подобная работа была сделана для трансформации фитоценотических таблиц, выполненных в рамках традиционных российских подходов (Растительность..., 1994), в фитосоциологические таблицы для обеспечения сравнимости

выделенных единиц растительности. При этом описания в фитоценотических таблицах были реаранжированы, а полученные таким путем эколого-флористические единицы растительности являются предварительными.

Для ординации выделенных для Командорских островов единиц растительности на основе полной диагностической таблицы использовался ненаправленный корреспондентный анализ (detrended correspondence analysis, DCA), предложенный M. O. Hill и H. G. Gauch (1980). Кластерный анализ использовался для показа взаимного расположения сообществ Командорских островов и сообществ Чукотки, Алеутских островов и северных Курил. Дистанции между группами, найденные с помощью коэффициента Серенсена, использовались как меры различия между региональными флорами. Связывание кластеров осуществлялось методом Уорда (Ward, 1963). Достоверность выделенных кластеров проверялась с помощью теста Монте-Карло для 300 перестановок (Zar, 1984). Для выполнения кластерного анализа и теста Монте-Карло использовались пакеты программ PC-ORD (version 3.0; McCune, Mefford, 1997) и Statistica 6.0. Расчеты матриц по формулам 1—3 производились с помощью V-TAB Ecosystem reporter (ver. 199907a; Emanuel, 1999).

Названия сосудистых растений, встречающихся в России, даны по сводке Сосудистые... (1985—1996), американских видов — по J. T. Kartesz (1994), мхов — по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (1992), лишайников — по «Определителю лишайников СССР» (1971—1998). Названия синтаксонов, ранг которых уже установлен, даны в соответствии с Кодексом фитосоциологической номенклатуры (Weber et al., 2000). Названия синтаксонов, ранг которых еще не установлен, даны в форме названия одного или двух видов (через дефис) из числа характерных для синтаксона (Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974). В этом случае название синтаксона сопровождается аббревиатурой «comm.».

Результаты исследования

Проведенный анализ позволил распределить 85 описаний растительности в 10 типах сообществ ранга ассоциаций, 3 — ранга субассоциаций, 5 — ранга вариантов (табл. 2). Ряд редких сообществ (отмечены звездочкой), к которым отнесе-

ТАБЛИЦА 2

Диагностические виды ассоциаций, субассоциаций и вариантов растительности Командорских островов

Код синтаксона	1	2	3	4	5	6a1	6a2	7a	7b	7c	8a1	8a2	8a3
Число описаний	9	5	6	5	4	4	7	2	13	10	8	10	2
Equisetum hyemale	IV	I					I						
Filipendula camtschatica	V												
Angelica genuflexa	IV	I			II								
Salix alaxensis	III												
Trisetum sibiricum	II	III		I					I			I	III
Aconitum maximum		II		I									
Trollius riederianus	I	IV										I	
Dryopteris expansa	I	III	V										
Sorbus sambucifolia		II	IV						I	I	II	II	
Pleurozium schreberi			III							I			
Pleuroziopsis ruthenica			II										
Poa macrocalyx		I		IV					I	I		I	

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Код синтаксона	1	2	3	4	5	6a1	6a2	7a	7b	7c	8a1	8a2	8a3
Число описаний	9	5	6	5	4	4	7	2	13	10	8	10	2
Leymus mollis				III					II	I		I	
Ligusticum scoticum				III						I		I	
Angelica gmelinii		I		II	II								
Arctopoa eminens				II									
Salix arctica subsp. *crassijulis*			I	I	IV	II	I			II	I	I	
Carex cryptocarpa	I				IV	II	III			I			
Carex rariflora					III	II	II	III					
Polemonium campanulatum	I				III								
Comarum palustre	I				III								
Parnassia palustris					III	III	I						
Plantago macrocarpa					II	IV	IV				I	I	
Baeothryon cespitosum						V	III						
Andromeda polifolia						IV	V			I		I	III
Salix fuscescens						IV	III				I		
Rubus stellatus	II	I	II	I	II	IV	III			I			III
Carex schmidtii						IV	I						
Pedicularis capitata						III					I		
Viola hultenii						III							
Eriophorum polystachyon						III	I						
Oxycoccus microcarpus						III	V						
Carex anthoxanthea							III					I	III
Vaccinium uliginosum			III			III	IV	III	IV	IV		III	
Empetrum nigrum			III			II	IV	V	V	V	IV	III	V
Vaccinium vitis-idaea			V			II	II	V	IV	IV	II	IV	III
Arctous alpina			I						V	V	II	II	
Juncus beringensis				I	II			V				I	
Loiseleuria procumbens							II		V	I	II	I	
Bryanthus gmelinii						II	II		IV		III	I	
Calamagrostis sesquiflora									IV	I	III		
Tofieldia coccinea									III		II		
Artemisia arctica subsp. *arctica*	I	II		I					I	I	IV	V	
Rhododendron camtschaticum subsp. *glandulosum*		II	I			II			I		IV	IV	
Bistorta vivipara		I	I		III	IV	I	III	I	II	V	IV	
Arnica unalaschcensis		IV	I	I	II		I		I	II	V	IV	V
Anemonastrum villosissimum		III		I					II	II	III	IV	
Cassiope lycopodioides									I		IV	I	
Phyllodoce aleutica											III		
Campanula lasiocarpa									II	I	V		
Pedicularis albolabiata		I			II		I			I	III	I	
Luzula multiflora		I	I					III	II	I	II	IV	III
Saussurea pseudotilesii		III		II						I	I	V	III
Trisetum spicatum									II	I	I	III	
Veratrum oxysepalum	III	IV		II				III				IV	
Diphasiastrum alpinum								III	II	I		IV	
Agrostis alascana			I	I	III	II				I		II	
Avenella flexuosa									II	I		III	
Festuca altaica			I				I					I	V
Ranunculus subcorymbosus	I			I							I	I	V

Примечание. Коды синтаксонов те же, что и в продромусе. Классы встречаемости, %: I — 0—20, II — 20—40, III — 40—60, IV — 60—80 и V — 80—100.

ны все водные и ряд переувлажненных местообитаний, в таблицу не включены и характеризуются отдельно. Продромус растительности Командорских островов выглядит следующим образом:

Класс Betulo—Adenostyletea Braun-Blanquet et Tüxen 1943
1. Сообщество Salix alaxensis—S. lanata comm.
Класс Betulo ermanii—Ranunculetea acris Miyawaki et Nakamura 1988
Порядок Streptoporo—Alnetalia Miyawaki et Nakamura 1988
2. Сообщество Trollius riederianus comm.
3. Сообщество Sorbus sambucifolia comm.
Класс Salsoletea komarovii Ohba, Miyawaki et Tüxen 1973
Порядок Salsoletalia komarovii Miyawaki et Tüxen 1973
Союз Senecio pseudoarnicae—Elymion mollis Ohba, Miyawaki et Tüxen 1973
4. Сообщество Leymus mollis comm.
Класс Phragmito—Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941
Порядок Magnocaricetalia Pignatti 1953
Союз Magnocaricion elatae Koch 1926
5. Сообщество Carex cryptocarpa comm.
Класс Scheuchzerio—Caricetea nigrae (Nordhagen 1936) R. Tüxen 1937
6. Асс. Plantagi macrocarpae—Baeothryetum cespitosi prov.
6a1. Вариант Carex stylosa
6a2. Вариант Carex anthoxanthea
Класс Loiseleurio—Vaccinetea Egger 1952 em. Schub. 1960
Порядок Empetretalia hermaphroditi Schub. 1960
Союз Loiseleurio—Arctostaphyllion Nordh. 1936
7. Асс. Vaccinio uliginosae—Empetretum nigrae prov.
7a. Сообщество Juncus beringensis comm.
7b. Субасс. loiseleurietosum procumbentis prov.
7c. Субасс. typicum prov.
8. Асс. Artemisio arcticae—Arnicetum unalaschcensis prov.
8a1. Вариант Cassiope lycopodioides
8a2. Вариант Saussurea pseudotilesii
8a3. Вариант Festuca altaica
Класс Isoëto—Nanojuncetea Braun-Blanquet et Tüxen 1943
*9. Сообщество Isoëtes asiatica
Класс Potametea Klika in Klika et Novak 1941
*10. Сообщество Sparganium hyperborea

Характеристика сообществ

1. Сообщества Salix alaxensis—S. lanata comm. — прирусловые ивняки

Сообщества формируются на аллювиальных наиболее дренируемых отложениях вдоль рек в непосредственной близости от русла на о-ве Беринга. *Salix alaxensis* формирует густой (сомкнутость до 100 %) полог высотой до 2.3 м. В просветах полога, а также по краю зарослей существенна роль *S. lanata* и *S. arctica* subsp. *crassijulis*. Под пологом ив в угнетенном состоянии встречаются *Senecio cannabifolius*, *Filipendula camtschatica*, *Calamagrostis purpurea*. В нижнем подъярусе трав обычны и обильны *Anemonidium richardsonii*, *Cardamine pratensis*, *Claytonia sibirica*, *Equise-*

tum hyemale, *Saxifraga insularis*, *Viola langsdorfii*. Моховой ярус представлен небольшими пятнами *Aulacomnium palustre*, *Climacium dendroides* и *Sanionia uncinata*.

2. Сообщества Trollius riederianus comm. — разнотравно-крупнотравные луга

Распространены вдоль рек, но на некотором удалении от русла. Почвы характеризуются хорошим дренажем и высокой трофностью. Помимо обычных элементов крупнотравья (*Filipendula camtschatica*, *Heracleum lanatum*, *Senecio cannabifolius*, *Veratrum oxysepalum*) существенную долю травостоя составляют представители мезофитного лугового разнотравья: *Aconitum maximum*, *Chamerion angustifolium*, *Delphinium brachycentrum* subsp. *beringii*, *Geranium erianthum*, *Platanthera convallariifolia*, *Trollius riederianus*, а также злаки *Calamagrostis purpurea* и *Trisetum sibiricum*.

3. Сообщества Sorbus sambucifolia comm.

Сообщества представляют растительность защищенных от ветра местообитаний: неглубоких оврагов и западин в рельефе. Доминируют кустарники *Rhododendron aureum и Sorbus sambucifolia*, высота которых зависит от уровня снегового покрова: оказывающиеся над снеговым покровом побеги подвергаются снеговой аббразии и отмирают. Наиболее крупные заросли *S. sambucifolia* высотой 80—130 см отмечены в районе с. Никольского. В основном же кустарники приземистые — 30—40 см. Сообщества отличаются стабильным присутствием типичных лесных трав: *Dryopteris expansa*, *Listera cordata*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*; кустарников: *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera caerulea* и *Vaccinium ovalifolium*; а также выраженным ярусом лесных мхов *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Pleuroziopsis ruthenica*.

4. Сообщества Leymus mollis comm. — разнотравно-злаковые приморские луга

Распространены вдоль морских побережий на задерненных песчаных дюнных отложениях на скатах морских береговых валов, обращенных к суше, а также по берегам рек в устьевых частях. Существенным их компонентом являются виды прибрежно-морского комплекса — *Angelica gmelinii* (в северной части ареала вид также обычен у термальных источников и в сообществах высокотравья), *Arctopoa eminens*, *Leymus mollis*, *Ligusticum scoticum*, *Poa macrocalyx*. Основная же масса травостоя сложена видами мезофильного лугового разнотравья (см. описание сообщества *Trollius riederianus*), доля которого убывает при приближении к морю. На обращенных к морю береговых валах разнотравье почти полностью замещается видами прибрежно-морского комплекса.

5. Сообщества Carex cryptocarpa comm. — сырые болотистые луга

Распространены в речных долинах на сильно обводненных местообитаниях с проточным увлажнением. Доминируют осоки *Carex cryptocarpa* и *C. rariflora*. Постоянные компоненты травостоя *Agrostis alascana*, *Comarum palustre*, *Lathyrus pilosus*, *Parnassia palustris* и *Polemonium campanulatum*. Спорадически встречаются приземистые кусты *Salix arctica* subsp. *arctica*.

6. Acc. Plantagi macrocarpae—Baeothryetum cespitosi prov. — торфяные мохово-травяные болота

Составляют основу растительного покрова в речных долинах, превосходя по площади все выше охарактеризованные сообщества. Распространены на слабо дренированных холодных местообитаниях с торфяными почвами мощностью 1.5—2.5 м, а также на специфических местообитаниях, формирующихся на склонах в узких и мелких распадках на местах весеннего сноса снега. В травяном ярусе высотой 15—20 см доминирует *Baeothryon cespitosum.* Стабильно присутствуют *Arctanthemum arcticum*, *Bistorta vivipara*, *Calamagrostis neglecta*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Iris setosa*, *Parageum calthifolium*, *Pedicularis albolabiata*, *Plantago macrocarpa*, *Rubus stellatus* и *Tilingia ajanensis.* Характерен подъярус кустарничков *Andromeda polifolia* и *Oxycoccus microcarpus.* Выделено два варианта.

Вариант 6а1 — Carex stylosa является типичным для ассоциации. Сообщества характеризуются присутствием *Carex stylosa*, *Eriophorum polystachion* и *Pedicularis albolabiata.* Два последних вида являются доминантами наряду с *Baeothryon cespitosum.* Моховой покров не выражен.

Сообщества варианта 6а2 — Carex anthoxanthea приурочены к более холодным местообитаниям. В сообществах присутствует *Betula exilis.* Выражен моховой покров, в котором доминируют *Tomenthypnum nitens*, *Rhytidium rugosum* и *Sphagnum compactum*, небольшие пятна формирует *Sphagnum palustre*, единично, но с высоким постоянством встречается *Aulacomnium palustre.*

7. Acc. Vaccinio uliginosae—Empetretum nigrae prov. — кустарничковые тундры

Покрывают до 50 % территории Командорских островов, являясь главным элементом мозаики бугристых тундр, распространенных по склонам, ровным и выпуклым поверхностям горных увалов и гряд, где мощность снегового покрова варьирует от среднего до минимального. Сомкнутый покров на 80 % представлен вересковыми кустарничками *Arctous alpina*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea.* Также обычны *Chamaepericlymenum suecicum*, *Coptis trifolia*, *Linnaea borealis.* Различия внутри ассоциации связаны с режимом увлажнения.

Сообщества субассоциации 7а — Juncus beringensis встречены на торфяных почвах переувлажненных из-за позднего стаивания снега местообитаний. Доминирует *Juncus beringensis*, обычны *Calamagrostis neglecta*, *Phyllodoce aleutica*, *Rhododendron aureum* (карликовая форма). Сообщества распространены ограниченно на небольших площадях.

Для наиболее сухих местообитаний на выпуклых и ровных вершинах горных увалов характерна субассоциация 7b — loiseleurietosum procumbentis subass. prov., представляющая сухие тундры на ровных поверхностях. Местообитания характеризуются бедными, сухими и хорошо дренированными почвами, полным отсутствием или малой мощностью снегового покрова вследствие его сноса ветром. Высота вересковых кустарничков здесь не превышает 3—5 см. Основными доминантами становятся *Bryanthus gmelinii* и *Loiseleuria procumbens.* Разреженно, но с высоким постоянством встречаются травы *Artemisia furcata*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Carex vanheurckii*, *Lagotis glauca*, *Oxytropis pumilio*, *Poa malacantha*, *Tofieldia coccinea.* Лишайниковый покров представлен фрагментами. Он сложен *Cetraria islandica*, *Cladina stellaris*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *Cladonia ecmocyna*, *Flavocetraria cuculata*, *Thamnolia vermicularis.*

Сообщества субассоциации 7c — typicum subass. prov. распространены практически на всех формах рельефа на умеренно увлажненных дренированных почвах с выраженными солифлюкционными процессами. Вересковые кустарнички, характерные для ассоциации, формируют подушку мощностью 8—15 см. Характерно присутствие низкорослого (10—15 см) *Rhododendron aureum*, а также *Chamaepericlymenum suecicum*, *Maianthemum dilatatum* и *Tilingia ajanensis*.

8. Асс. Artemisio arcticae—Arnicetum unalaschcensis prov. — травяно-кустарничковые тундры

Распространены на горных склонах и составляют основу растительного покрова на защищенных от ветра местах: на подветренных склонах, а также между мерзлотными буграми, являясь частью комплекса бугристых тундр. Доминируют низкорослый *Rhododendron aureum* и *R. camtschaticum* subsp. *glandulosum*. Существенную долю составляют представители мезофитного разнотравья *Anemonastrum villosissimum*, *Arnica unalaschcensis*, *Artemisia arctica* subsp. *arctica*, *Bistorta vivipara* и *Erigeron peregrinus*. В нижнем подъярусе обычны *Empetrum nigrum*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum dilatatum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, а также низкорослые формы *Cirsium kamtschaticum* и *Delphinium brachycentrum* (растения, отмеченные в тундровых сообществах, имеют признаки subsp. *maydellianum*). Предварительно выделены два варианта.

Сообщества варианта 8а1 — Cassiope lycopodioides распространены на местообитаниях с более поздним весенним сходом снега. В сообществах существенную роль играют кустарнички *Cassiope lycopodioides*, *Diapensis obovata*, *Phyllodoce aleutica*, *Salix reticulata* и представители низкого тундрового разнотравья *Campanula lasiocarpa*, *Stenotheca tristis*, *Luzula plumosa*, *Pedicularis albolabiata*, *Primula cuneifolia*, *Silene acaulis*, *Veronica grandiflora*.

Вариант 8а2 — Saussurea pseudotilesii представляет типичные для ассоциации сообщества, распространенные на местообитаниях с мощным, но рано сходящим снеговым покровом. Сообщества флористически богаче, главным образом за счет тундрового разнотравья: *Diphasiastum alpinum*, *Platanthera convallariifolia*, *Saussurea pseudotilesii* и мелких злаков: *Agrostis alascana*, *Alopecurus stejnegeri*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Trisetum spicatum*.

Сообщества варианта 8а3 — Festuca altaica сходны с предыдущим вариантом, отличаются большим увлажнением и характеризуются видами *Festuca altaica* и *Ranunculus subcorymbosus*.

Сообщество 9 — Isoëtes asiatica comm.

Сообщество 10 — Sparganium hyperboreum comm.

Распространены в основном на о-ве Беринга и приурочены к небольшим обводненным (*Sparganium hyperboreum*) и пересыхающим (*Isoëtes asiatica*) озерам, формирующимся в результате проседания вымываемых в торфе полостей. Их особенность — бедность видового состава (как правило, 1 вид). Необычным является широкая распространенность на о-ве Беринга сообществ *Isoëtes asiatica*.

Сравнение растительности Командорских островов и прилегающих регионов

Проведенный DCA (рис. 2) показал, что распределение растительных сообществ на островах связано с двумя основными градиентами. Ось 1 соответствует условиям почвообразования и связанной с ними скоростью минерализации органики. Вдоль первой оси последовательно сменяют друг друга мезофитные сообщества от Salix alaxensis—S. lanata на мощных с минимальным количеством органики дренированных аллювиальных почвах, через сообщества Sorbus sambucifolia comm., Trollius riederianus comm. к асс. Artemisio arcticae—Arnicetum unalaschcensis на маломощных почвах с выраженным горизонтом грубого торфа. Ось 2 соответствует градиенту увлажнения. Вдоль нее по убыванию увлажненности сменяют друг друга асс. Plantagi macrocarpae—Baeothryetum cespitosi, сообщество Carex cryptocarpa, асс. Vaccinio uliginosae—Empetretum nigrae и сообщество Leymus mollis comm.

Сравнение растительности Командорских островов с таковой прилежащих территорий было выполнено с использованием опубликованных синтаксономических таблиц для высокогорной тундровой (Carici rupestris—Kobresietea bellardii Ohba 1974 и Louseleurio—Vaccinetea Egger 1952 em. Schub. 1960), луговой (Betulo ermanii—Ranunculetea acris) и болотной (Scheuchzerio—Caricetea nigrae (Nordhagen 1936) Tüxen 1937 и Oxycocco—Sphagnetea (Braun-Blanquet et Tüxen 1943) растительности Камчатки[2] (Нешатаев, Храмцов, 1994; Нешатаева, Фет, 1994; Нешатаев и др., 1994), Чукотки (Razzhivin, 1994; Синельникова, 2000, 2001), Аляски (Viereck et al., 1992; Walker et al., 1994), Алеутских островов (Talbot, Talbot, 1994) и северных островов Курильской цепи (оригинальные данные). Всего в анализ было включено 99 синтаксонов ранга ассоциации и ниже, и в том числе 12 — с Командорских островов, 20 — с Аляски, 22 — с Чукотки, 9 — с о-ва Атту, 18 — с о-ва Парамушир и 18 — с Камчатки.

Проведенный кластерный анализ (рис. 3) показал, что во всех рассмотренных регионах наиболее близки луговые и болотные растительные комплексы, занимающие везде азональные местообитания — морские прибрежные террасы и шлейфы склонов с аккумуляцией и поздним сходом снега. Во всех районах для песчаных наносов морского берега характерны сообщества Lathyrus japonicus—Leymus mollis comm., для дренированных морских террас — Geranium erianthum—Thalictrum minus comm., а для слабо дренированных — Carex gmelinii—Ligusticum scoticum comm. и Comarum palustre—Carex cryptocarpa comm.

Стланиковые сообщества, широко представленные на Камчатке и о-ве Парамушир сообществами Duschekia fruticosa comm. и Pinus pumila comm., на Командорских островах отсутствуют. Наиболее близки к ним по составу видов подчиненных ярусов сообщества Salix alaxensis—S. lanata comm., формирующие заросли на хорошо дренированных речных аллювиальных отложениях. Физиогномически же эти сообщества сходны с сообществами этих видов на Аляске и Чукотке, однако отличаются от последних присутствием в подчиненных ярусах помимо типичных представителей лугового крупнотравья (*Senecio cannabifolius*, *Filipendula kamtschatica*), видов *Anemonoides richardsonii* и *Claytonia sibirica.*

---

[2] Описания Ю. Н. Нешатаева и В. Н. Храмцова (1994), В. Ю. Нешатаевой и Г. Ю. Фет (1994), В. Ю. Нешатаева с соавт. (1994), упорядоченные в данных источниках по правилам эколого-фитоценотической классификации, были реаранжированы согласно принятым в данной работе методикам.

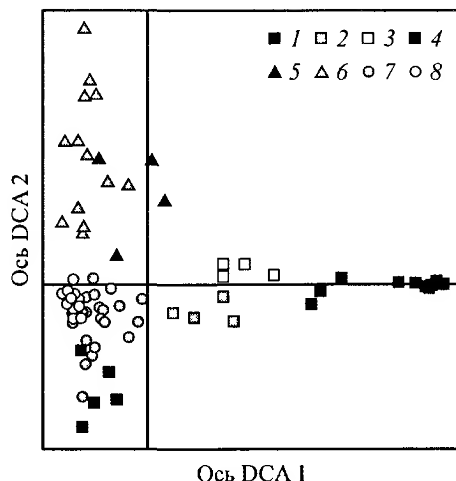


Рис. 2. Ординация сообществ Командорских островов в пространстве, заданном двумя первыми осями DCA.

1 — Salix alaxensis—S. lanata comm., *2* — Trollius riederianus comm., *3* — Sorbus sambucifolia comm., *4* — Leymus mollis comm., *5* — Carex cryptocarpa, *6* — acc. Plantagi macrocarpae—Baeothryetum caespitosi, *7* — acc. Artemisio arcticae—Arnicetum unalaschcensis, *8* — acc. Vaccinio uliginosae—Empetretum nigrae.

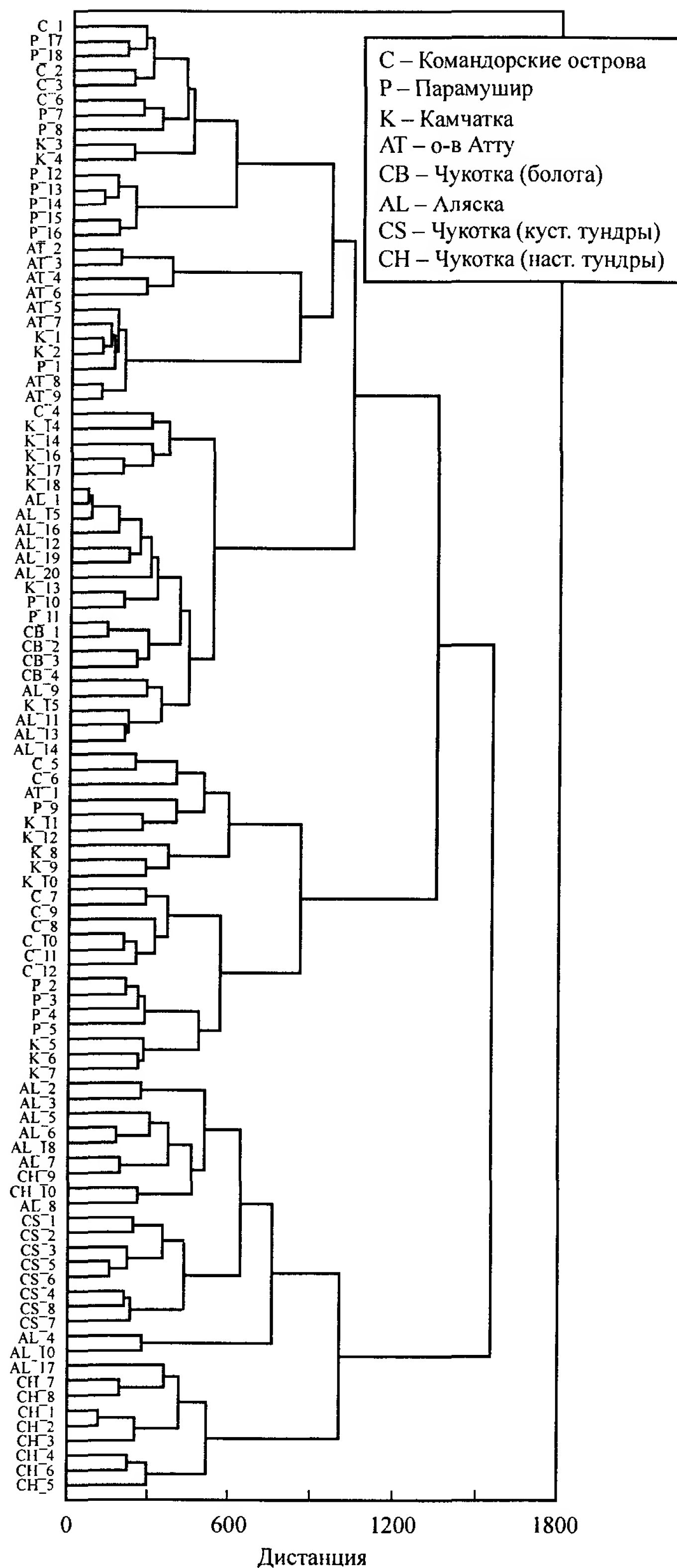
Сообщества лугово-стланикового комплекса, занимающего на северных островах Курильской гряды и на юге Камчатки зональные местообитания, на Командорах имеют ограниченное распространение и не являются зональными.

Тундры и сходные с ними сообщества ассоциаций Artemisio arcticae—Arnicetum unalaschcensis и Vaccinio uliginosae— Empetretum nigrae наибольшее сходство имеют с азональными тундровыми сообществами альпийского пояса южной Камчатки (сообщества скатов солифлюкционных террасок) (Nakamura et al., 2003; Нешатаева, 2002) и с зональными для альпийского пояса тундровыми сообществами северных Курил, островов Атту (Talbot, Talbot, 1994) и Амчитки (Walker, 1945). Господство тундр данного типа на зональных местообитаниях на Командорских островах подчеркивает их своеобразие, обусловленное особенностями климата в океаническом секторе субарктики (= Гипоарктики по Б. А. Юрцеву (1966)).

В то же время выявляются существенные различия между арктическими тундрами Чукотки и Аляски и альпийскими тундрами Камчатки, Курил и Командор, заключающиеся, прежде всего в полном отсутствии на Командорских островах сообществ класса Carici—Kobresietea bellardi, представленных на Чукотке, Аляске и в альпийском поясе Камчатки, и в очень ограниченном распространении сообщества класса Cetrario—Loiseleurietea.

Обсуждение

Большинством авторов в отношении фитогеографического положения Командорских островов высказываются две точки зрения. Согласно Hultén (1960), Васильеву (1957), Hämet-Ahti с соавт. (1974), Командорские острова следует рассматривать как часть бореальной зоны, тогда как M. Tatewaki (1963), Б. А. Юрцев (1974) последовательно обосновывали не бореальный, а субарктический (океанический сектор субарктики) характер растительности островов. Анализируя аргументы обеих сторон данной дискуссии, легко прийти к выводу, что первыми заключения о «бореальности» Командорских островов сделаны на основании анализа флоры, и, в частности, присутствии—отсутствии в островной флоре бореальных и арктических элементов. Вторыми больший вес был отдан факторам, обусловливающим безлесье данных территорий, а именно — краткости вегетационного периода на фоне высокой океаничности климата. Дуализм в обосновании Командорского феномена был показан Юрцевым (Yurtsev, 1994 : 768) на двух схемах, демонстрирующих фитогеографическую зональность (Алеуты и Корякия включены в Арктическую зону) и флористические подразделения Арктики (Алеуты и Корякия находятся за пределами Арктической флористической области).


C – Командорские острова
P – Парамушир
K – Камчатка
AT – о-в Атту
CB – Чукотка (болота)
AL – Аляска
CS – Чукотка (куст. тундры)
CH – Чукотка (наст. тундры)
C_1
P_17
P_18
C_2
C_3
C_6
P_7
P_8
K_3
K_4
P_12
P_13
P_14
P_15
P_16
AT_2
AT_3
AT_4
AT_6
AT_5
AT_7
K_1
K_2
P_1
AT_8
AT_9
C_4
K_14
K_14
K_16
K_17
K_18
AL_1
AL_15
AL_16
AL_12
AL_19
AL_20
K_13
P_10
P_11
CB_1
CB_2
CB_3
CB_4
AL_9
K_15
AL_11
AL_13
AL_14
C_5
C_6
AT_1
P_9
K_11
K_12
K_8
K_9
K_10
C_7
C_9
C_8
C_10
C_11
C_12
P_2
P_3
P_4
P_5
K_5
K_6
K_7
AL_2
AL_3
AL_5
AL_6
AL_18
AL_7
CH_9
CH_10
AL_8
CS_1
CS_2
CS_3
CS_5
CS_6
CS_4
CS_8
CS_7
AL_4
AL_10
AL_17
CH_7
CH_8
CH_1
CH_2
CH_3
CH_4
CH_6
CH_5
0
600
1200
1800
Дистанция

Флорогенетический аспект фитогеографической проблемы Командор нашел отражение в предложении Tatewaki (1963) рассматривать цепь Алеутских островов как возможный миграционный мост для флор Америки и Азии, названный «Хультенией».

Таким образом, круг вопросов для обсуждения фитогеографических позиций Командорских островов сводится к трем главным проблемам: 1) чем обусловлено своеобразие растительности Командорских островов и какова роль зональных факторов в этом своеобразии; 2) насколько флора Командорских островов близка к

Рис. 3. Дендрограмма сходства синтаксонов Командорских островов и прилежащих территорий.

Предварительные эколого-флористические синтаксоны получены при реаранжировании фитоценотических таблиц и названы по одному или двум разделенным дефисом именам диагностических видов. Сообщества с установленным рангом именуются согласно Weber с соавт. (2000). Командорские острова: C1 — Salix alaxensis–Salix lanata comm., C2 — Trollius riederianus comm., C3 — Leymus mollis comm., C4 — Carex cryptocarpa comm., C5—6 — acc. Plantagi macrocarpae–Baeothryetum cespitosi, C7—9 — acc. Artemisio arcticae–Arnicetum unalaschcensis, C10—12 — acc. Vaccinio uliginosae–Empetretum nigrae; Камчатка: K1 — Lathyrus japonicus–Leymus mollis var. Honckenia comm., K2 — Lathyrus japonicus–Leymus mollis var. typicum comm., K3 — Carex gmelinii–Ligusticum scoticum comm., K4 — Geranium erianthum–Thalictrum minus comm., K5 — Pinus pumila–Hierochloë alpina comm., K6 — Ledum decumbens–Arctous alpina comm., K7 — Phyllodoce coerulea–Cassiope lycopodioides comm., K8 — Larix gmelinii–Sphagnum angustifolium comm., K9 — Andromeda polifolia–Carex middendorffii var. Pinguicula vulgaris comm., K10 — Andromeda polifolia–Carex middendorffii var. Menyanthes trifoliata comm., K11 — Andromeda polifolia–Carex middendorffii var. Carex schmidtii comm., K12 — Andromeda polifolia–Carex middendorffii var. typicum comm., K13 — Utricularia intermedia comm., K14 — Comarum palustre–Carex cryptocarpa var. Lathyrus pilosus comm., K15 — Comarum palustre–Carex cryptocarpa var. Drepanocladus uncinatus comm., K16 — Comarum palustre–Carex cryptocarpa var. Carex rariflora comm., K17 — Comarum palustre–Carex cryptocarpa var. Carex vesicata comm., K18 — Comarum palustre–Carex cryptocarpa var. typicum comm.; Парамушир (Северные Курилы): P1 — Lathyrus japonicus–Leymus mollis comm., P2 — Parageum calthifolium–Carex riishiensis var. Vaccinium uliginosum comm., P3 — Parageum calthifolium–Carex riishiensis var. Cladina comm., P4 — Parageum calthifolium–Carex riishiensis var. Cassiope lycopodioides comm., P5 — Parageum calthifolu–Carex riishiensis var. Lerchenfeldia flexuosa comm., P6 — Campanula chamissonis–Hedysarum confertum comm., P7 — Geranium erianthum–Thalictrum minus comm., P8 — Dactylorhiza aristata–Luzula multiflora comm., P9 — Andromeda polifolia–Carex middendorffii comm., P10 — Hypohymnia physodes–Polytrichum commune comm., P11 — Pinus pumila comm., P12 — Calamagrostis purpurea–Duschekia fruticosa var. typicum comm., P13 — Calamagrostis purpurea–Duschekia fruticosa var. Cirsium camtschaticum comm., P14 — Calamarostis purpurea–Duschekia fruticosa var. Dryopteris expansa comm., P15 — Calamagrostis purpurea–Duschekia fruticosa var. Cacalia camtschatica comm., P16 — Calamagrostis purpurea–Duschekia fruticosa var. Filipendula camtschatica comm., P17 — Artemisia opulenta–Senecio cannabifolius comm., P18 — Carex cryptocarpa comm.; Аляска: AL1 — Cetraria nigricans–Rhizocarpon geographicum comm., AL2 — Poa glauca–Arnica angustifolia comm., AL3 — acc. Selaginello sibiricae–Dryadetum octopetalae Walker et al. 1994, AL4 — Dryas octopetala–Cassiope tetragona comm., AL5 — acc. Carici microchaetae–Cassiopetum tetragonae Walker et al. 1994, AL6 — acc. Salici phlebophyllae-arctoetum alpinae Walker et al. 1994, AL7 — Hierochoë alpina–Betula nana comm., AL8 — acc. Sphagno–Eriophoretum vaginati Walker et al. 1994, AL9 — Sphagnum lenense–Salix fuscescens comm., AL10 — acc. Dryado integrifoliae–Caricetum bigelowii Walker et al. 1994, AL11 — Tomenthypnum nitens–Trichophorum caespitosum comm., AL12 — Sphagnum orientale–Eriophorum scheuchzeri comm., AL13 — Eriophorum angustifolium–Carex aquatilis comm., AL14 — Carex aquatilis–Carex chordorrhiza comm., AL15 — Hippuris vulgaris–Arctophila fulva comm., AL16 — Hippuris vulgaris–Sphagnum hyperboreum comm., AL17 — Salix alaxensis–Salix lanata comm., AL18 — Eriophorum angustifolium–Salix pulchra comm., AL19 — Salix rotundifolia comm., AL20 — Anthelia juratzkana–Juncus biglumis comm.; Чукотка: CH1 — acc. Ranunculo pigmaei–Poetum paucispiculae Razzhivin 1994, CH2 — acc. Saxifrago porsildianae–Salicetum polaris Razzhivin 1994, CH3 — acc. Anemono parviflorae–Salicetum polaris Razzhivin 1994, CH4 — acc. Salici reticulatae–Dryadetum integrifoliae Razzhivin 1994, CH5 — acc. Carici membranaceae–Dryadetum integrifoliae Razzhivin 1994, CH6 — acc. Thalictro alpini–Salicetum reticulatae Razzhivin 1994, CH7 — acc. Festuco altaicae–Artemisietum arcticae Razzhivin 1994, CH8 — acc. Festuco altaicae–Salicetum chamissonis Razzhivin 1994, CH9 — acc. Vaccinio uliginosi–Cassiopetum tetragonae Razzhivin 1994, CH10 — Carici nesophyllae–Cassiopetum tetragonae Razzhivin 1994, CB1 — acc. Caricetum rotundatae Fries 1913 em. Dierssen 1982, CB2 — acc. Caricetum stantis Barrett et Krajina 1972, CB3 — acc. Caricetum rostratae Rübel 1912, CB4 — acc. Salici myrtilloidis–Caricetum appendiculatae Sinelnikova 2000, CS1 — acc. Pleurozio shreberi–Salicetum tschuktschori Sinelnikova 2001, CS2 — acc. Acomastylo glacialis–Salicetum tschuktschori Sinelnikova 2001, CS3 — acc. Carici lugentis–Salicetum pulchrae Sinelnikova 2001, CS4 — acc. Vaccinio uliginosi–Salicetum alaxensis Sinelnikova 2001, CS5 — acc. Festuco altaicae–Salicetum glaucae Sinelnikova 2001, CS6 — acc. Vaccinio uliginosii–Salicetum glaucae Sinelnikova 2001, CS7 — acc. Leymo interioris–Salicetum alaxensis Sinelnikova 2001; CS8 — Calamagrostio langsdorffii–Salicetum pulchrae Sinelnikova 2001; Алеутские острова: AT1 — Vaccinium uliginosum–Empetrum nigrum comm., AT2 — Athyrium filix-femina–Streptopus amplexifolius comm., AT3 — Artemisia tilesii–Veratrum album comm., AT4 — Elymus mollis–Montia sibirica comm., AT5 — Ligusticum scoticum–Elymus mollis comm., AT6 — Elymus mollis–Senecio pseudoarnica comm., AT7 — Lathyris maritimus–Elymus mollis comm., AT8 — Mertensia maritima comm., AT9 — Arenaria peploides comm.

флорам прилежащих территорий и 3) какова роль миграционных процессов на Алеутской цепи в определении современного облика флоры и растительности Азии и Северной Америки.

Сравнение растительности

Несмотря на высокую среднегодовую температуру, превышающую 2 °С и сравнимую с этим показателем в зоне широколиственно-хвойных лесов, растительность на Командорах развивается в условиях жесточайшего дефицита тепла, обусловленного океаничностью климата. Тепловой и холодовой биоклиматические индексы Кира (Kira, 1977) для Командор равны соответственно 13 и –47.6. Тепловые индексы Кира, рассчитанные для северной границы леса в Евразии (Hämet-Ahti et al., 1974; Grishin, 1995) и для верхней границы леса в Японии (Kira, 1977), позволили установить критическое значение для древесной высокоствольной растительности, равное 15. Несмотря на малое количество осадков, растительный покров не испытывает дефицита влаги за счет компенсационного эффекта низких температур, значительно снижающих эвапотранспирацию. Очевидно, что в условиях Командор, как и в Арктике, именно низкая теплообеспеченность вегетационного сезона является основным лимитирующим фактором развития древесной прямоствольной растительности.

Климатические условия формирования растительного покрова здесь чрезвычайно близки к таковым альпийских поясов гор приморского и субокеанического секторов северо-восточной Азии. Этим объясняется высокое сходство растительности зональных местообитаний Командор с альпийской растительностью южной Камчатки и северных Курил (Нешатаев и др., 1994; Гришин и др., 2004). Сообщества асс. Vaccinio uliginosae—Empetretum nigrae широко распространены также в альпийских поясах гор о-ва Хоккайдо (Sato, 1988; Nakamura et al., 2003) и хр. Сихотэ-Алиня (Grishin et al., 1996a). Одно из основных отличий растительности Командор — это отсутствие дриадовых и кобрезиевых тундр класса Carici—Kobresietea bellardii и малое присутствие сообществ класса Cetrario—Loiseleurietea, характерных для альпики и Арктики.

Широчайшее распространение на зональных местообитаниях Командор сообществ ассоциаций Artemisio arcticae—Arnicetum unalaschcensis и Vaccinio uliginosae—Empetretum nigrae связано со специфическими эдафическими условиями, обусловленными коротким бесснежным периодом, высокой обводненностью и низкими температурами, способствующими торфообразованию. Это приводит к повсеместному формированию солифлюкционных террасок и бугров (Пономарева, Исаченкова, 1991), постоянно обновляемая поверхность которых, возможно, и способствует развитию данных ассоциаций. Подвижность субстрата, вероятно, препятствует развитию *Pinus pumila*, адаптированного и к более суровым климатическим условиям (Хоментовский, 1995), и для которого климат Командор не является лимитирующим фактором.

Таким образом, зональная растительность Командор существенно отличается от таковой Камчатки (за исключением ее южного предела — мыса Лопатки), Корякии, Чукотки и Аляски, но имеет наибольшее сходство с зональной растительностью Алеутских островов и северных островов Курильской гряды (острова Шумшу, Парамушир и Онекотан).

Анализ флоры Командорских островов, выполненный В. Н. Васильевым (1957), даже при корректировках состава флоры, внесенных последующими исследованиями флористов (Сосудистые..., 1985—1996), показал, что 1) бóльшую часть флоры составляют виды с широким (космополитный, голарктический, евразиатский, североамериканский с иррадиацией в Азию типы ареалов) распространением; 2) во флоре островов абсолютно доминируют виды, имеющие там свой восточный предел распространения, и всего 2.6 % представлено видами, достигающими Командоры с Северной Америки; 3) эндемизм флоры Командорских островов ничтожен, а узколокальные эндемики представлены всего 3 видами, которые в рамках американской концепции вида (Kartesz, 1994) рассматриваются как подвидовые таксоны.

Проведенный на основе базы данных по флоре северной Пацифики и последних данных по флоре Командорских островов (Мочалова, 2002) анализ распространения видов показал, что 348 из 365 видов флоры Командор (рис. 4) встречается на Камчатке. В это число не попадают амфиберингийские и амфипацифические виды *Artemisia unalaskensis*, *Carex hindsii*, *C. pribylovensis*, *Claytonia sibirica*, *Draba aleutica*, *Gentianella acuta*, *Isoëtes maritima*, *Juncus prominens*, *Luzula kobayasii*, *Platanthera dilatata*, *Poa turneri*, *Potentilla villosa*, *Puccinellia alascana*, *Ranunculus recurvatus*, *Rhinanthus borealis*, *Rubus stellatus* и *Stellaria crispa*; циркумгипоарктический *Tofieldia pusilla*, а также ряд Алеутских эндемиков: *Artemisia insulana*, *Cerastium aleuticum*, *Potentilla beringii* и *Taraxacum carneocoloratum*. От 250 до 300 видов общих с флорой Командор имеют Северокурильская, Охотская и Корякская флоры. Уровню 200—250 общих видов соответствуют, с одной стороны, флора Берингии, включая западную Аляску (202 общих вида) и Чукотку (221), а с другой стороны — Восточноазиатская флора, включая Северосахалинский (238), Южносахалинский (208), Южнокурильский (233), Амгинский (211), Уссурийский (203) флористические районы и Хоккайдо (224).

Из видов, общих с флорой Восточно-Азиатской области, но отсутствующих во флорах Чукотки и Аляски, на Командорах отмечены *Arabis stelleri*, *Arcterica nana*, *Artemisia opulenta*, *Bryanthus gmelinii*, *Carex hakkodensis*, *C. microtricha*, *C. middendorffii*, *Chrysosplenium kamtschaticum*, *Corydalis ambigua*, *Cypripedium yatabeanum*,

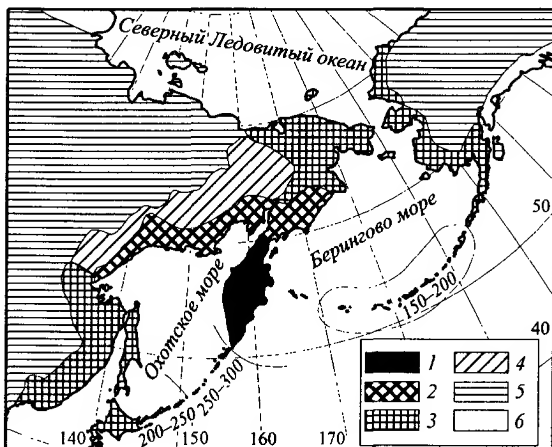


Рис. 4. Схема общности флоры Командорских островов с флорами северной Пацифики.
1 — число общих видов >300, *2* — 250—300, *3* — 200—250, *4* — 150—200, *5* — 100—150, *6* — <100.

Filipendula camtschatica, *Glyceria alnasteretum*, *Halenia corniculata*, *Hypericum kamtschaticum*, *Juncus beringensis*, *J. triceps*, *Luzula piperi*, *L. plumosa*, *Picris kamtschatica*, *Plantago camtschatica*, *Platanthera convallariifolia*, *P. tipuloides*, *Potentilla stolonifera*, *Ptarmica speciosa*, *Rosa amblyotis*, *Sorbus sambucifolia*, *Stellaria fenzlii*, *Trillium camschatcense*, *Urtica platyphylla*, *Veronica humifusa.* Общие с Чукоткой виды — *Acomastylis rossii*, *Alopecurus stejnegeri*, *Anemonidium richardsonii*, *Arctophila fulva*, *Caltha arctica*, *Carex falcata*, *C. macrochaeta*, *C. vanheurckii*, *Cerastium maximum*, *Claytonia arctica*, *Delphinium brachycentrum* subsp. *maydellianum*, *Hierochloë arctica*, *Juncus leucochlamys*, *Koenigia islandica*, *Leymus villosissimus*, *Luzula tundricola*, *Pedicularis albolabiata*, *Poa beringiana*, *P. lanata*, *Puccinellia alascana*, *Ranunculus nivalis*, *R. subcorymbosus*, *Rubus stellatus*, *Sagina intermedia*, *Salix alaxensis*, *S. chamissonis*, *Saxifraga calycina*, *S. serpyllifolia*, *Spiraea salicifolia*, *Stellaria crassifolia*, *Taraxacum macroceras*, *Thlaspi kamtschaticum*, *Tofieldia pusilla* и *Trisetum litorale.*

Таким образом, анализ распространения видов Командорской флоры в северной Пацифике позволяет сделать следующие заключения: 1) о чрезвычайной близости и, вероятно, принадлежности ее к флоре Камчатки; 2) о скорее амфипацифическом, нежели о бореальном характере Командорской флоры.

Миграции

Анализ распространения видов по островам Алеутской гряды показывает, что миграционные процессы имеют место. При относительно стабильном присутствии на островах видов, общих для Азии и Северной Америки, число видов, распространенных только в Азии и только в Северной Америке, убывает по мере удаления от континентов. Выделяются три основных рубежа, характеризующихся наиболее заметными потерями в составе североамериканских элементов флоры. Это о-в Уналашка, являющийся крайней западной точкой для видов *Agrostis aequivalvis*, *A. thurberiana*, *Aster foliaceus*, *Bromus sitchensis*, *Calamagrostis crassiglumis*, *C. scribneri*, *Carex mertensii*, *C. stellulata*, *Claytonia perfoliata*, *Deschampsia arctica*, *Draba stenoloba*, *Epilobium treleaseanum*, *Melica subulata*, *Osmorhiza chilensis*, *Phyllospadix serrulatum*, *Platanthera unalaschcensis*, *Ranunculus recurvatus*, *Romanzoffia unalaschcensis*, *Rosa aleuticus*, *Rubus spectabilis*, *Rumex salicifolius*, *Salix barclai*, *S. stolonifera* и *Spiranthes romanzoffiana* (вид также распространен в северной Европе); о-в Киска, где выпадают виды *Antennaria monocephala*, *A. pallida*, *Aphragmus eschscholtzianus*, *Blechnum spicant*, *Cerastium aleuticum*, *Epilobium luteum*, *Fragaria chiloensis*, *Poa nutkaensis*, *P. stenantha*, *Sagina occidentalis*, *Saxifraga pyrolifolia* и *Veronica wormskjoldii*; и ближайший к Командорам о-в Атту, западнее которого не встречаются *Artemisia tilesii*, *Bromus aleutensis*, *Claytonia chamissoi*, *Elymus hirsutus*, *Gentianella aleutica*, *Hieracium gracile*, *Juncus mertensianus*, *Lupinus nootkatensis* (вид распространен и считается заносным на о-ве Сахалин и Японском архипелаге), *Mimulus guttatus* (также распространен в северной Европе), *Nuphar polysepalum*, *Potamogeton epihydrus*, *Prenanthes alata*, *Saxifraga aleutica* (эндемик Алеутских островов), *Sisyrinchum litorale* и *Stellaria sitchana.* Достигают Командорских островов, но не встречаются в Азии североамериканские виды *Arnica latifolia*, *Carex anthoxanthea* (также известно одно местообитание в Восточной Чукотке), *C. circinata* (найден на о-ве Беринга, Мочалова, 2002), *C. enanderi*, *C. hindsii*, *C. nigricans*, *Draba aleutica* (также известны местообитания на о-ве Прибылова и в Восточной Чукотке), *Isoëtes maritima*, *Listera convallarioides*, *Plantago macrocarpa* (отмечен на о-ве Корагинский), *Platanthera dilatata* и *Ranunculus recurvatus.*

Замечательно, что число видов, имеющих восточные пределы своего распространения на Алеутах, значительно меньше. Острова Атту достигают *Allium ochotense*, *Cacalia kamtschatica*, *Cardamine regeliana*, *Cirsium kamtschaticum*, *Gentianella auriculata*, *Picris kamtschatica* (распространена до о-ва Адак), *Platanthera tipuloides*, *Senecio cannabifolius*, *Sorbus sambucifolia*, *Veratrum oxysepalum* и *Viola epipsiloides*, до о-ва Уналашка распространены *Acetosa lapponica* (вид иррадирует в Гренландию из северной Европы), *Allocarya orientalis*, *Antennaria dioica*, *Calamagrostis neglecta*, *Carex cinerea*, *C. leiorhyncha*, *Cerastium aleuticum*, *Campanula chamissonis*, *Dryopteris fragrantiformis*, *Ophioglossum alaskanum*, *Oreopteris quelpaertensis*, *Platanthera convallariifolia*, *Saxifraga nudicaulis*, *Sieversia pentapetala*, *Solidago compacta* и *Taraxacum kamtschaticum*, а на Унимаке — самом восточном острове гряды — своих восточных пределов достигают *Botrychium robustum*, *Carex hindsii*, *Minuartia verna*, *Polypodium fauriei*, *Potamogeton borealis*, *P. tenuifolius*, *Ranunculus reptans* и *Saxifraga bracteata*.

Несмотря на очевидность миграции ряда видов по островам Алеутской гряды, существование «Хультении» как некоего самостоятельного моста, являвшегося сравнимым с «Берингией» (по Юрцеву, 1974 : 54) или вообще сколь-нибудь значимым путем миграции Азиатской и Североамериканской флор (Tatewaki, 1963), представляется сомнительным в силу ряда геологических и климатических процессов в истории формирования суши в северной Пацифике, нашедших отражение в современном состоянии флоры региона. Тем не менее существование ряда видов, имеющих современный ареал, охватывающий западное побережье Северной Америки, п-ов Аляска, острова Алеутской и Курильской гряд и Японию и не встречающихся на территории Чукотки и северной Аляски, таких как *Parageum calthifolium*, *Viola langsdorfii* (встречается на Чукотке только у горячих источников), *Phyllodoce aleutica*, *Arnica unalaschcensis* и др., оставляют проблему происхождения данного трансалеутского комплекса видов актуальной.

Алеутская островная дуга сформировалась в результате субдукции континентальной и морской коры, сопровождавшейся формированием и перемещением к северу Алеутской островной дуги, которое остановилось 65—55 млн. лет назад, но сопровождалось поворотом южной Аляски против часовой стрелки на 30—50 град в период 60—43 млн. лет назад (Atwater, 1989). Флорогенез на стыке Азиатского и Североамериканского континентов в эпоху плейстоценовых климатических флюктуаций происходил на фоне двух принципиально важных процессов: формирования мостов или полумостов суши в фазы морских регрессий (Величко, 1973) и возрастающей вулканической активности Алеутской дуги (Wood, Kienle, 1990). Однако самая существенная перестройка флорогенеза и миграционных процессов в биоте произошла на рубеже главного климатического минимума плейстоцена, начавшего проявляться 30—35 тыс. лет назад как резкое понижение температуры и глубокая ксерофитизация климата, вызванная значительным оледенением океанов (Величко, 1973). В этот период сформировалось покровное оледенение в Европе, северо-западной Азии и в Северной Америке. В период главной холодной фазы (по Величко, 1973) 25—17 тыс. лет назад покровное оледенение полностью охватило южную Аляску, включая весь п-ов Аляска и самый восточный остров Алеутской гряды Унимак, а следы горного оледенения прослеживаются на большинстве островов Алеутской гряды (Зубкова, 1948). Более того, граница океанических льдов простиралась на 1500—1800 км южнее современной (Heusser et al., 1985), достигая в западной части Тихого океана Хоккайдо, что создало как на Курильской, так и на Алеутской гряде исключительно жесткие климатические условия и предпосылки рефугиумного размещения растительности на островах.

Очевидно, что в истории трансалеутского комплекса видов последовательно сменили друг друга периоды 1) активной миграции, основными условиями которого должны были быть, судя по адаптациям представителей данного комплекса, умеренно-суровый резко-океанический климат и наличие моста суши; 2) регрессии, обусловленной похолоданием; 3) вторичной активизации миграций при деградации ледника в условиях отсутствия моста суши.

Условия, соответствующие первому периоду миграций, сформировались в раннем вюрме 50—70 тыс. лет назад. Берингийский перешеек, существовавший в этот период, изолировал влияние Ледовитого океана и мог создать климатические условия, способствующие миграции видов комплекса и формированию амфипацифической флоры в условиях прохладно-океанического климата на северной окраине Пацифики от Японии через Берингийский перешеек к северо-западному побережью Северной Америки. Параллельно этому процессу заселялись и островные дуги. Данный процесс прерывался и возобновлялся в соответствии с ритмом колебаний уровня океана и соединения—разрыва суши.

В верхнем плейстоцене с резким ужесточением климата большинство видов исчезло в северных частях Пацифики, а часть пережила суровые условия в рефугиумах, в том числе и на островах. В этот же период происходили активные миграции холодо- и засухоустойчивых представителей семейств *Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae* и др.

С устойчивым потеплением, начавшимся в позднем вюрме 10—15 тыс. лет назад, произошел разрыв Берингийского перешейка и началось вторичное заселение островов как видами, пережившими похолодание в рефугиумах, так и в ходе миграций представителей материковых флор. При малом в целом количестве работ, посвященных островным миграциям в данный период, выделяется анализ распространения *Selaginella selaginoides*, охватывающий период от 30 тыс. лет назад по настоящее время (Heusser, Igarashi, 1994). Ареал *S. selaginoides* в северной Пацифике, будучи разорванным 30 тыс. лет назад на западно-тихоокеанскую (по сути только острова Хонсю и Хоккайдо) и восточно-тихоокеанскую (о-в Королевы Шарлоты и штат Вашингтон) части, 10 тыс. лет назад достигает о-ва Попова (южная часть штата Аляска) с восточной стороны, 5.8 тыс. лет назад — о-ва Беринга с западной стороны и смыкается на островах Адак и Атка 3—4 тыс. лет назад. Далее, благодаря потеплению и возросшей конкуренции со стороны формировавшихся более теплолюбивых сообществ, *S. selaginoides* исчезла из флоры о-ва Беринга и части островов Курильской гряды. Ее изолированные современные местонахождения на восточном побережье Чукотского п-ова (Юрцев и др., 1994), а также установленное по паллино-спектрам плейстоценовое местонахождение этого вида на п-ове Шмидта (северный Сахалин) (Heusser, Igarashi, 1994) — свидетельства более широкого распространения *S. selaginoides* и, возможно, сопряженного комплекса видов в раннем плейстоцене.

Флора региона средних Алеут исключительно бедна, а низкий уровень эндемизма и преобладание неспециализированных широко распространенных таксонов (Hultén, 1960; Васильев, 1957) свидетельствуют о ее молодости. Похоже, что геологические процессы и сильная геологическая разнородность Алеутской островной дуги (Scholl et al., 1987; Vallier et al., 1994), как и меняющиеся в плейстоцене дистанции между островами как следствие морских трансгрессий и регрессий, по влиянию на биоту не могут сравниться с активным вулканизмом, определяющим облик островов и постоянно обновляющим субстраты в течение последнего миллиона лет (Wood, Kienle, 1990). На Алеутах зарегистрировано 89 вулканов. Из них 10 активны были в плейстоцене, 79 — в голоцене и для 45 годы извержений уста-

новлены точно (с 1786 г.). Активный вулканизм в сочетании с суровым океаническим климатом, свойственным Алеутской островной гряде даже в эпохи морских регрессий (Юрцев, 1974), выступал в роли своеобразного фильтра, отсеивающего виды, формирующие климаксные сообщества на континентах и пропускающего в основном виды с эксплерентной стратегией, которые и сформировали на зональных местообитаниях сообщества серийного склада. По оценкам С. Ю. Гришина (1996; Grishin et al., 1996b), восстановление растительного покрова после крупных вулканических извержений в условиях холодного океанического климата восточной Камчатки и северных Курил может затягиваться до 2—2.5 тыс. лет. Очевидно, что такие условия отбора могут выдержать только малоспециализированные, светолюбивые и адаптированные к широкому спектру экологических условий виды.

Таким образом, формирование растительного покрова Командорских островов происходило в основном за счет флор северо-восточной Азии и особенно — ее океанического сектора. Большинство общих азиатско-американских таксонов являются частью современных Чукотской и Аляскинской флор, сформированных во времена существования Берингийского моста суши (Юрцев, 1974) в плейстоцене. Наиболее существенным барьером для проникновения североамериканских видов на Командоры, как и на территорию северо-восточной Азии вообще, является общая суровость океанического климата, существующая в настоящее время и имевшая место на протяжении всего плейстоцена (Swanson, 2003).

Заключение

Уникальные климатические условия обусловили формирование на Командорских островах своеобразного растительного покрова, основными чертами которого являются: 1) безлесие; 2) преобладание тундрового типа растительности на зональных местообитаниях; 3) преобладание болотных сообществ, сходных с таковыми Аляски, Чукотки и Корякии; 4) преобладание лугов и кустарниковых зарослей по дренированным участкам долин рек с североазиатскими приокеаническими и амфипацифическими луговыми видами. Эти особенности растительного покрова Командорских островов свидетельствуют о его принадлежности к субарктической фитогеографической зоне, основными критериями выделения которой является доминирование мезо-микротермной растительности, адаптированной к существованию в условиях недостаточной теплообеспеченности (индекс Кира <15). Особенности сезонных климатических ритмов, такие как мягкая зима, холодное лето, очень короткий вегетационный период, избыточное увлажнение и многоснежье, позволяют рассматривать данный регион как океанический сектор Субарктической зоны (Krestov, 2003). Зональными аналогами данной растительности в других секторах являются заросли *Duschekia fruticosa* на Парамушире, юго-восточной Камчатке и в Корякии (субокеанический сектор), заросли *Pinus pumila* с единичными деревьями *Larix gmelinii* в северной Охотии и в верховьях Колымы (приморский и субконтинентальный секторы) и лиственничная лесотундра в северных районах Якутии (континентальный и ультраконтинентальный секторы).

Данная трактовка соответствует определению положения Командорских островов в северотихоокеанской подобласти Арктической фитогеографической области Юрцева (Yurtsev, 2003) и отражает как климатическую определенность растительного покрова региона, так и специфику его формирования на фоне общего развития Камчатской флоры: воздействие, с одной стороны, молодого Берингийского флористического центра, а с другой — древнего Восточноазиатского океанического центра.

Благодарности

В подготовке данной работы неоценимую помощь оказали В. В. Якубов, С. В. Загребельный, Н. А. Татаренкова, администрация и сотрудники Командорского государственного биосферного заповедника. Я искренне благодарен Б. А. Юрцеву, за уточнения распространения ряда видов.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 01-04-48593, 03-04-63168, 04-04-48523).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю. Новые и редкие виды сосудистых растений Курильских островов // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 12. С. 1685—1690.

Баркалов В. Ю. Флора Курильских островов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 1998. 45 с.

Васильев В. Н. Флора и палеогеография Командорских островов. М.; Л., 1957. 260 с.

Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М., 1973. 256 с.

Геоботаническая карта СССР. М. 1 : 4 000 000 / Сост. Б. Н. Городков и др. Л., 1955.

Гришин С. Ю., Баркалов В. Ю., Кузнецова Т. А. Растительный покров острова Онекотан (Курильские острова) // Комаровские чтения. 2004. Вып. 51. С. 63—84.

Зубкова З. Н. Алеутские острова. М., 1948. 288 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 1—85.

Колесников Б. П. Растительность // Дальний Восток (Физико-географическая характеристика). М., 1961. С. 183—245.

Лукичева А. Н. Травяная растительность тихоокеанских островов // Растительный покров СССР (пояснительный текст к геоботанической карте). М.; Л., 1956. С. 500—503.

Мочалова О. А. Carex circinata (*Cyperaceae*), *Listera convallarioides* (*Orchidaceae*) — новые виды для острова Беринга (Командорские острова) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 130—132.

Нешатаев Ю. Н., Храмцов В. Н. Растительность тундрового пояса // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (восточная Камчатка). СПб., 1994. С. 119—149.

Нешатаев В. Ю., Нешатаева В. Ю., Хабарова Н. Н. Растительность болот // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (восточная Камчатка). СПб., 1994. С. 167—196.

Нешатаева В. Ю. Растительность Южно-Камчатского заказника // Флора и растительность Южной Камчатки: на примере Южно-Камчатского государственного заказника. Петропавловск-Камчатский, 2002. С. 137—232.

Нешатаева В. Ю., Фет Г. Ю. Луговая растительность // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (восточная Камчатка). СПб., 1994. С. 151—166.

Определитель лишайников СССР. Л.; СПб., 1971—1998. Вып. 1—7.

Пономарева Е. О., Исаченкова Л. Б. Общая физико-географическая характеристика Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М., 1991. С. 17—29.

Пономарева Е. О., Яницкая Т. О. Растительный покров Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М., 1991. С. 59—98

Растительность Кроноцкого государственного заповедника (восточная Камчатка) / Под ред. Ю. Н. Нешатаева, В. Ю. Нешатаевой и А. Т. Науменко. СПб., 1994. 232 с.

Синельникова Н. В. Синтаксономия осоковых болот Центральной Чукотки в бассейнах Омолона и Анадыря // Сиб. экол. журн. 2000. № 5. С. 626—634.

Синельникова Н. В. Классификация сообществ кустарниковых ив центральной и западной Чукотки (бассейны рек Анадырь, Амгуэма, Омолон) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 50—69.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1985—1996. Т. 1—8.

Справочник по климату СССР. Л., 1966. Вып. 27. Ч. 2, 4.

Справочник по климату СССР. Л., 1969. Вып. 34. Ч. 2, 4.

Станюкович К. В. Растительность гор СССР. Душанбе, 1973. 310 с.

Стеллер Г. В. Дневник плавания с Берингом к берегам Америки, 1741—1742 гг. Москва, 1995. 222 с.

Степанова К. Д., Белая Г. А. К флоре и растительности Командорских островов // Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток, 1969. С. 141—165.

Трасс Х. Х., Леллеп Э. Х. Флористические наблюдения на Камчатке и острове Медном // Исследование природы Дальнего Востока. Таллин, 1963. С. 160—168.

Хоментовский П. А. Экология кедрового стланика на Камчатке. Владивосток, 1995. 226 с.

Шмидт В. М. Сравнение систематической структуры флор Хоккайдо, Сахалина, Камчатки, Курильских, Командорских и Алеутских островов // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1225—1236.

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. Вып. 19. М.; Л., 1966. 94 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 160 с.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Резванова Г. С. Три локальные флоры карбонатных ландшафтов на северо-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 34—46.

Atwater T. Plate tectonic history of the northeast Pacific and western North America // The Eastern Pacific Ocean and Hawaii: Boulder: Geological Society of America, 1989. P. 21—72.

Barkalov V. Yu. Phytogeography of the Kurile Islands // Nat. Hist. Res. 2000. Vol. 7. P. 1—14.

Box E. O. Climate of Northeast Asia // Forest vegetation of Northeast Asia. Dordrecht, 2003. P. 5—31.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Wien, 1964. 632 s.

Byrd G. V. Vascular vegetation of Buldir Island, Aleutian Islands, Alaska, compared to another Aleutian Island // Arctic. 1984. Vol. 37. P. 37—48.

Emanuel J. VTAB Ecosystem Reporter Revision 199907a. Vancouver, 1999. (softwate).

Fedtschenko B. A. Flore des iles du Commandeur. Cracovie, 1903. 128 p.

Grishin S. Yu. The boreal forests of north-eastern Eurasia // Vegetatio. 1995. Vol. 121. P. 11—21.

Grishin S. Yu., Krestov P. V., Okitsu S. The subalpine vegetation of Mt. Vysokaya, central Sikhote-Alin // Vegetatio. 1996a. Vol. 127. P. 155—172.

Grishin S. Yu., del Moral R., Krestov P. V., Verkholat V. P. The succession after catastrophic eruption of Ksudach volcano (Kamchatka, 1907) // Vegetatio. 1996b. Vol. 127. P. 129—153.

Hämet-Ahti L., Ahti T., Koponen T. A scheme of vegetation zones for Japan and adjacent regions. Ann. Bot. Fennici. 1974. N 11. P. 59—88.

Hein M. K. Aspects of the flora of Adak Island, Alaska: vascular plants // Iowa State J. Res. 1976. Vol. 51. P. 39—58.

Heusser C. J., Heusser L. E., Peteet D. M. Late-Quaternary climate change on the American Norh Pacific coast // Nature. 1985. Vol. 315. P. 485—487.

Heusser C. J., Igarashi Y. Quaternary migration pattern of *Selaginella selaginoides* in the North Pacific // Arctic and Alpine Research. 1994. Vol. 26. N 2. P. 187—192.

Hill M. O. TWINSPAN — a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered twoway table by classification of the individuals and attributes. Ithaca, 1979. (software).

Hill M. O., Gauch H. G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. Vegetatio. 1980. Vol. 42. P. 47—58.

Hultén E. Flora of the Aleutian Islands and westernmost Alaska Peninsula with notes on the flora of the Commander Islands. 2nd ed. Weinheim, 1960. 400 p.

Hultén E. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, 1968. 1008 p.

Hultén E. Supplement to flora of Alaska and neighboring territories. A study in the flora of Alaska and the transberingian connection // Botaniska notiser. 1973. Vol. 126. P. 459—512.

Kartesz J. T. A synonymixed checklist of the vascular flora of the United States, Canada and Greenland. Portland, 1994. Vol. 1—2.

Kindschy Jr. R. R., O'Connell J. E. Floristics of Umnak Island, Aleutian Islands, Alaska // Northwest Sci. 1959. Vol. 33. P. 94—96.

Kira T. A climatological interpretation of Japanese vegetation zones // Miyawaki A., Tüxen R. (eds.) Vegetation science and environmental protection. Tokyo, 1977. P. 21—30.

Krestov P. V. Forest vegetation of the easternmost Russia (Russian Far East) // Forest vegetation of Northeast Asia. Dordrecht, 2003. P. 93—180.

Leslie L. D. Alaska climate summaries. Anchorage, 1985. 320 c.

McCune B., Mefford M. J. PC-ORD — multivariate analysis of ecological data (version 3.0). Cleneden Beach: MjM Software Design, (1997).

Mueller-Dombois D., Ellenberg H. Aims and methods of vegetation ecology. Toronto: John Wiley and Sons, 1974. 547 p.

Nakamura Yu., Yakubov V. V., Krestov P. V. A phytosociological study of alpine vegetation of Japan and Kamchatka // Abstracts of the symposium «Phytogeography of Northeast Asia: tasks for the 21st century», July 21—25, 2003, Vladivostok, Russia. Vladivostok, 2003. P. 59.

Razzhivin V. Yu. Snowbed vegetation of far northeast Asia // J. Veget. Sci. 1994. Vol. 5. N 6. P. 829—842.

Sato K. Gebirge Daisetsu (Raeumliche Ordnung der Vegetation) // Vegetation of Japan. Tokyo, 1988. Vol. 9. P. 378—383.

Scholl D. W., Vallier T. L., Stevenson A. J. Geologic evolution and petroleum geology of the Aleutian Ridge // Geology and resource potential of the continental margin of western North America and adjacent ocean basins — Beaufort Sea to Baja California. Houston, 1987. Earth Science Series. Vol. 6. P. 123—155.

Shacklette H. T., Durrell L. W., Erdman J. O. et al. Vegetation of Amchitka Island, Aleutian Islands, Alaska // U. S. Geol. Survey. 1969. Report N NP-19768. Prof. Pap. 684. P. 1—70.

Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content K // Biologiske Skrifter. 1948. Vol. 5. P. 1—34.

Swanson K. S. A comparison of taiga flora in north-eastern Russia and Alaska/Yukon // Journal of Biogeography. 2003. Vol. 30. P. 1109—1121.

Talbot S. S., Talbot S. L. Numerical classification of the coastal vegetation of Attu Island, Aleutian Islands, Alaska // J. Veget. Sci. 1994. Vol. 5. N 6. P. 867—876.

Tatewaki M. Hultenia. J. Fac. Agric. Hokkaido Univ. 1963. Vol. 53. P. 133—199.

Tatewaki M., Kobayashi Y. A contribution to the flora of the Aleutian Islands // J. Fac. Agric. Hokkaido Emp. Univ. 1934. Vol. 36. 118 p.

Vallier T. L., Scholl D. W., Fisher M. A. et al. Geological framework of the Aleutian arc., Alaska // Geology of Alaska. Boulder, 1994. P. 367—388.

Viereck L. A., Dyrness C. T., Batten A. R., Wenzlick L. J. The Alaska vegetation classification // General Technical Report PNW-GTR-286. Portland, 1992. 278 p.

Walker E. H. Plants in the Aleutian Islands // The Aleutian Islands; their people and natural history. Washington, DC, 1945. P. 63—131.

Walker M. D., Walker D. A., Auerbach N. A. Plant communities of a tussok tundra landscape in the Brooks Range Foothills, Alaska // J. Veget. Sci. 1994. Vol. 5. N 6. P. 843—866.

Ward J. H. Hierarchical grouping to optimize the objective function // J. Amer. Stat. Association. 1963. Vol. 58. P. 236—244.

Weber H. E., Moravec J., Theurillat J. P. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd edition // J. Veg. Sci. 2000. Vol. 11. P. 739—768.

Wood C. A., Kienle J. Volcanoes of North America — United States and Canada. New York, 1990. 354 p.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Veget. Sci. 1994. Vol. 5. N 6. P. 765—776.

Yurtsev B. A. Some discussion questions in phytogeography of the Northeast Asia // Abstracts of the symposium «Phytogeography of Northeast Asia: tasks for the 21st century», July 21—25, 2003, Vladivostok, Russia. Vladivostok, 2003. P. 99—100.

Zar J. H. Biostatistical analysis. 2nd ed. New Jersey, 1984.

SUMMARY

The paper focuses on the inventory, classification and ordination of the vegetation of Commander Islands and on problems of its development and the position of the area in the scheme of phytogeographical zonality. Some 85 relevés were classified into 10 community types of the association rank, 3 — of the subassociation rank and 5 — of the variant rank. All described communities belong to the classes Betulo—Adenostyletea, Betulo ermanii—Ranunculetea acris, Salsoletea komarovii, Phragmito—Magnocaricetea, Scheuchzerio—Caricetea nigrae and Loiseleurio—Vaccinetea. The zonal vegetation of Commander Islands represented by Vaccinio uliginosae—Empetretum nigrae and Artemisio arcticae—Arnicetum unalaschcensis appears to be closest to the azonal community types of the southernmost Kamchatka, northern Kuril Islands and western islands of Aleutian Archipelago. At the same time, zonal for those regions communities belonging to the classes Carici—Kobresietea bellardii and Cetrario—Loiseleurietea are lacking or poorly occurring in the vegetation cover of Commander Islands. Results of comparisons of the flora and vegetation in the North Pacific support the amphi—Pacific origin of the vegetation cover of Commander Islands, and their belonging to the oceanic sector of subarctic phytogeographical zone.

СООБЩЕНИЯ

УДК 577.472

© И. В. Рыжик,[1] Г. М. Воскобойников,[1] В. А. Тимофеева[2]

РАЗМЕРНО-ВЕСОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ *LAMINARIA SACCHARINA* (*PHAEOPHYTA*) ИЗ РАЗНЫХ БИОТОПОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

I. V. RYZHIK, G. M. VOSKOBOINIKOV, V. A. TIMOFEEVA.
DIMENSIONAL AND WEIGHT CHARACTERISTICS OF *LAMINARIA SACCHARINA* (*PHAEOPHYTA*) FROM DIFFERENT BIOTOPES OF THE BARENTS SEA

[1] Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН
183038 Мурманск, ул. Владимирская, 17
Тел./факс: +4778910288 (норвежская линия)
E-mail science@mmbi.info
[2] Мурманский государственный педагогический университет
Поступила 05.02.2004

Проанализированы размерно-весовые характеристики пластины, ризоидов и стволика, а также содержание сухого вещества у разновозрастных талломов *Laminaria saccharina* из различных мест обитания в Баренцевом море. Показано, что в онтогенезе растения гидродинамические условия оказывают влияние на формирование пластины, ризоидов и стволика. Высказывается предположение о роли альгината в обеспечении возможности противостояния слоевищ разрушительному действию волн в местах обитания с высокой турбулентностью.
Ключевые слова: *Laminaria saccharina*, размерно-весовые характеристики, ризоиды, стволик, пластина, сухой вес, гидродинамика, субстрат, Баренцево море.

Морфофункциональным перестройкам ламинариевых водорослей в онтогенезе и под влиянием факторов внешней среды посвящено большое количество исследований, в которых показаны механизмы адаптации, размножения, регуляции роста, формирования таллома, синтеза биологически активных веществ. Вместе с тем исследователи чрезвычайно мало внимания уделяли ризоидам ламинариевых, традиционно описываемым как органы прикрепления водорослей к субстрату. Проведенное нами светооптическое и электронно-микроскопическое исследование ризоидов показало, что они несут и фотосинтетическую нагрузку, активно участвуя в метаболизме растения (Воскобойников и др., в печати). В представленной работе проанализированы размерно-весовые характеристики ризоидов, пластины и стволика разновозрастных талломов *Laminaria saccharina* (L.) Lam. из различных местообитаний, с разной гидродинамикой и типом субстрата.

Материал и методика

Материалом для работы послужили сборы *Laminaria saccharina* в Дальнезеленецкой губе Мурманского побережья Баренцева моря в августе 2003 г. Исследованы растения первого (возраст 0+ (сеголетки)) и третьего (возраст 2+) года жизни.



Рис. 1. Схема расположения точек отбора проб.
1—*3* — места отбора проб.

Были выбраны три точки отбора проб водорослей, отличающиеся по степени прибойности и типу субстрата. Две точки располагались в относительно защищенном от прибоя месте: полипропиленовые канаты водорослевой плантации на глубине 0—0.5 м (далее «плантация») (рис. 1, *1*) и илистый субстрат с отдельными камнями непосредственно под плантацией (далее «грунт») (рис. 1, *2*). Третья точка располагалась на мысе Пробном — участке губы, граничащем с открытым морем и соответственно характеризующимся высокой степенью прибойности, субстрат — крупные валуны (рис. 1, *3*). Отбор проб производили вручную и с использованием легководолазной техники.

Выборка состояла из 30 экземпляров сеголетних и 15 экземпляров двухлетних растений. Малый объем выборки двухлетних растений объясняется их небольшим количеством в местах исследования. В ходе работы исследованы следующие размерно-весовые показатели: длина целого растения, длина и ширина пластины, длина стволика, длина и диаметр ризоидов, доля сухого вещества (%).

Статистическая обработка выполнена с помощью приложений «EXCEL». Для сравнения признаков использовали критерий Колмогорова-Смирнова (при 0.05%-ном уровне достоверности).

Результаты и обсуждение

Морфометрия *L. saccharina* из различных мест обитания

Пластина

У молодых растений (возраст 0+) из мест, различавшихся по степени прибойности, показаны достоверные отличия по длине пластины (рис. 2, *А*).

Длина пластины растений, произрастающих у мыса Пробного, больше, чем у растений с плантации. На мысе Пробный развивается ремневидная форма ламинарии, с узкой пластиной, ширина которой составляет около 14 % от ее длины. В 2 других точках этот показатель составляет: на грунте — 20.6, на плантации — 23.9 %. Общая площадь поверхности у растений из защищенного места выше, чем у обитающих в прибойном месте.

У растений 2+ наблюдается та же зависимость соотношения длины и ширины пластины от степени прибойности (рис. 2, *Б*). Ширина пластины у водорослей с мыса Пробного составляет около 20 % от ее длины, у растений из мест с низкой скоростью движения воды — 35—45 %.

Узкая пластина позволяет более эффективно противостоять разрушительному действию волн, что согласуется с данными В. Б. Возжинской (1986), которая отмечала зависимость размеров и формы пластины беломорской ламинарии от условий обитания. В частности, на островах Белого моря, где наблюдаются интенсивные течения, *L. saccharina* имеет узкую пластину с шириной около 20 % от ее длины. В районе Карельского побережья, где течения ослабевают, ее ширина составляет 40—50 % от длины.

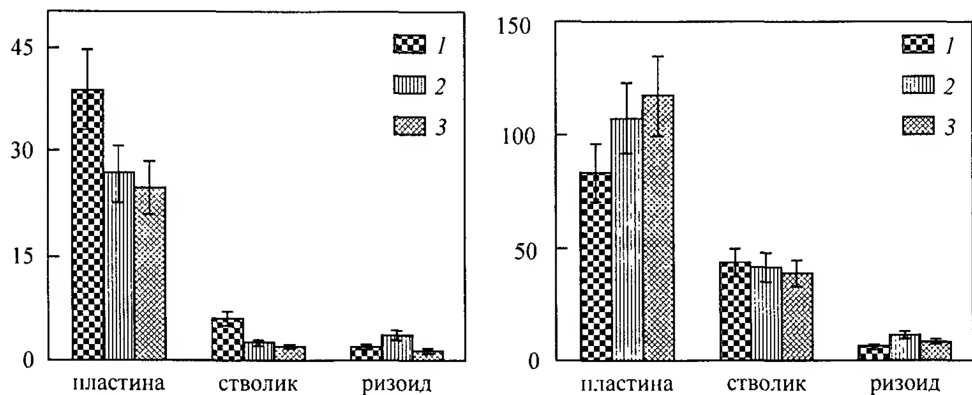


Рис. 2. Длина пластины, стволика и ризоидов *Laminaria saccharina* из различных мест обитания. *А* — возраст 0+; *Б* — возраст 2+. *1* — мыс Пробный, *2* — грунт, *3* — плантация. По шкале ординат — длина, см.

Мы предполагаем, что одной из причин увеличения площади поверхности таллома в защищенных местах может быть низкая скорость поступления питательных веществ к растению и оттока метаболитов в отличие от мест с высокой степенью прибойности. Поэтому для более эффективного поглощения питательных веществ в местах с низкой интенсивностью водообмена больший контакт с окружающей средой достигается за счет увеличения площади поверхности растения.

Стволик

Выявлены существенные различия по длине стволика между сеголетками открытого и защищенного участков губы. Стволики растений с мыса Пробного в 2 раза длиннее, чем с грунта и плантации. Между растениями с грунта и плантации отличий не обнаружено (рис. 2, *А*).

У растений 2+ с открытого и защищенного участков губы достоверных отличий по длине стволика выявлено не было (рис. 2, *Б*).

Удлинение стволика макрофитов у мыса Пробного, по-видимому, увеличивает гибкость растения, способствует механическому удержанию слоевища на грунте при значительном волновом движении.

Ризоид

Длина ризоидов у растений как первого (рис. 2, *А*), так и третьего (рис. 2, *Б*) года жизни, произрастающих на грунте, больше, чем у растений с плантации и мыса Пробного. Длина ризоидов на плантации и мысе Пробном достоверно не отличается.

Мы предполагаем, что различия в размерах ризоидов у растений открытых и закрытых местообитаний вызываются типом субстрата и интенсивностью движения воды. На плантации местом прикрепления водорослей служит узкий канат. В этих местах крепление идет за счет оплетения канатов и переплетения с ризоидами соседних слоевищ. У мыса Пробного, где местом крепления талломов ламинарии

являются валуны, общая длина ризоидов меньше, но они сильнее развиты, сильнее разветвлены и имеют больший диаметр, чем в других местах. Высокая степень ветвления ризоидов способствует формированию подошвообразной структуры, обеспечивающей повышенную прочность крепления растений к субстрату.

На грунте, на глубине 12 м, где были отобраны образцы, растения не испытывают воздействия волн. Ризоиды у них более тонкие и длинные в отличие от ризоидов водорослей с плантации и мыса Пробного. Небольшие камни оплетены ими полностью. Возможно, что увеличению длины ризоидов способствует отсутствие значительной конкуренции за субстрат при малой плотности поселения.

Содержание сухого вещества

В ходе исследований не было выявлено заметных различий в содержании сухого вещества в пластинах и стволиках ламинарии возраста 0+ из различных мест обитания. Сравнение содержания сухого вещества в ризоидах показало, что у растений с мыса Пробный этот показатель значительно выше, чем у растений с грунта, и незначительно отличается от растений с плантации (рис. 3, *А*).

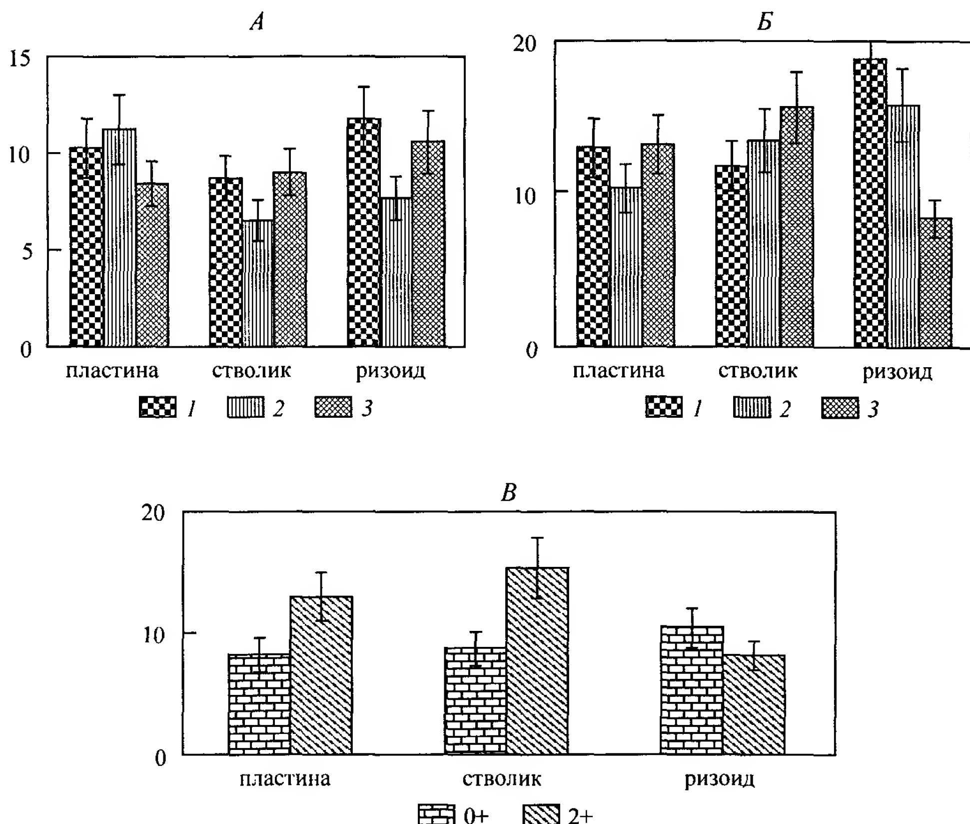


Рис. 3. Содержание сухого вещества в пластине, стволике и ризоидах *Laminaria saccharina* из различных мест обитания.

А — возраст 0+; *Б* — возраст 2+; *В* — плантация. По шкале ординат — содержание сухого вещества, %. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

У растений 2+ наблюдается сходная тенденция (рис. 3, *Б*). Исключение составляют талломы *L. saccharina*, произрастающие на плантации. У них стволик содержит в 2 раза больше сухого вещества, чем ризоид. Различий в процентном содержании сухого вещества между стволиком и пластиной не выявлено. С увеличением возраста количество сухого вещества в ризоидах достоверно не меняется (рис. 3, *В*).

Известно, что основная доля сухого вещества приходится на маннит и альгиновую кислоту. Маннит является у ламинарии запасным веществом, основным продуктом фотосинтеза, и используется в синтезе структурных элементов клеточной стенки. Альгиновая кислота и ее соли входят в состав клеточных стенок (Кизиветтер, 1980). В. Л. Шмелевой с коллегами (1998) были выявлены различия по соотношению маннит—альгиновая кислота у водорослей, собранных из мест с различной степенью прибойности. Зависимости содержания сухого вещества от типа субстрата выявлено не было. Водоросли, отобранные из мест с меньшей подвижностью воды, содержали большое количество маннита и низкое — альгиновой кислоты. В прибойных местах наблюдалась обратная картина — высокое содержание альгиновой кислоты и незначительное количество маннита.

Таким образом, проведенные исследования подтвердили важную роль среды обитания в формировании таллома растений. Размеры пластины и стволика, соотношение длины и ширины пластины изменяются под воздействием гидродинамических условий. На формирование ризоидов ламинарии — их длину, диаметр, ветвление, а также на содержание сухого вещества — оказывают влияние гидродинамика и тип субстрата в месте произрастания.

Предполагается, что высокое содержание в прибойных местах альгинатов, являющихся комплексом структурных полисахаридов бурых водорослей и локализующихся в основном в клеточных стенках, повышает устойчивость растений к разрушительному действию волн.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49887).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Возжинская В. Б. Донные макрофиты Белого моря. М., 1986. 192 с.

Воскобойников Г. М., Матишов Г. Г., Быков О. Д. и др. Об устойчивости морских макрофитов к нефтяному загрязнению // Докл. РАН. 2004 (в печати.)

Кизеветтер И. В. Химический состав и народнохозяйственное значение промысловых макрофитов морей // Использование биологических ресурсов мирового океана. М., 1980. С. 131—150.

Шмелева В. Л., Хохряков К. Б., Николаева Е. Н., Макаров В. Н. Морфо-биохимические характеристики ламинарии сахаристой из разных биотопов // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого моря. Апатиты, 1998. С. 115—128.

SUMMARY

Dimensional and weight characteristics of the plate, rhizoids and stipes, as well as and the dry matter contents were analyzed in *Laminaria saccharina* of different age from different habitats of the Barents Sea. The ratio of the plate length/breadth, dimensions of rhizoids and stipes are shown to change during the plant ontogenesis in dependence of hydrodynamic characteristics. Alginate, a structural polysaccharide, is supposed to take part in providing ability of the *Laminaria* plants to withstand a destructive action of waves in habitats with high turbulence.

УДК 582.2 (571.6) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 11

© Л. А. Медведева,[1] С. С. Баринова[2]

ПРЕСНОВОДНЫЕ ВОДОРОСЛИ НЕКОТОРЫХ ВОДОЕМОВ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

L. A. MEDVEDEVA, S. S. BARINOVA. FRESHWATER ALGAE OF SOME WATERBODIES OF KHABAROVSK TERRITORY

[1] Биолого-почвенный институт Дальневосточного Отделения РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232)31-01-94
E-mail: medvedeva@ibss.dvo.ru
[2] Институт эволюции Университета Хайфы
31905 Израиль, Хайфа, Маунт Кармель
E-mail: barinova@research.haifa.ac.il
Поступила 25.12.2003
Окончательный вариант получен 29.03.2004

Приведены результаты изучения видового состава водорослей различных водоемов и водотоков Хабаровского края. Список насчитывает 238 видов из 5 отделов. Наиболее разнообразными и количественно преобладающими являются реофильные диатомовые. Выделены доминантные и субдоминантные виды. 2 вида — *Frustulia crassinervia* и *Stigeoclonium prolixum* — впервые обнаружены на территории России. 9 таксонов указываются впервые для территории российского Дальнего Востока, 32 — для Хабаровского края. Кратко охарактеризованы редкие виды водорослей.
Ключевые слова: водоросли, видовой состав, пресные водоемы, Хабаровский край.

Альгологические исследования в водоемах Хабаровского края были посвящены в основном изучению альгофлоры реки Амур и водоемов его бассейна. Подробная библиография этих работ, насчитывающая 157 литературных источников, опубликована коллективом авторов (Медведева и др., 2001). Собраны сведения о водорослях основного русла и устьевой части реки, а также многочисленных озер нижнеамурской поймы (Скворцов, 1917а, 1918а, б; Киселев, 1931, 1937; Хахина, 1937, 1948; Мокеева, 1963; Кухаренко, Науменко, 1990; Баринова, Сиротский, 1991). Обследованы территории Большехехцирского, Комсомольского, Хинганского и Буреинского заповедников (Кухаренко и др., 1986; Баринова, Медведева, 1989; Кухаренко, 1998; Медведева, 1999б). В работе З. П. Оглы и М. И. Качаевой (1999) отражены результаты альгологического изучения Верхне-Амурского бассейна.

Опубликован обобщенный аннотированный список водорослей основного русла, устьевой части реки и многочисленных озер нижнеамурской поймы, включающий 813 видов из 7 отделов (Медведева, Сиротский, 2002).

Имеются отдельные данные о водорослях рек Зея (Скворцов, 1917а), Левый Ул (Сиротский и др., 1994) и небольшой реки Ботчи, находящейся на границе Хабаровского и Приморского краев (Медведева, 1999а).

Вместе с тем практически не обследованы водотоки, впадающие в Охотское море, а также многочисленные горные и предгорные реки системы Амура.

Ниже впервые приводятся данные о видовом составе водорослей ряда пресных водоемов и водотоков Хабаровского края.

Материал и методика

Материал был собран С. С. Бариновой, кроме того, были обработаны пробы, любезно предоставленные Т. М. Тиуновой, С. Е. Сиротским и Е. А. Макарченко. Ниже приводится список обследованных водоемов Хабаровского края с указанием

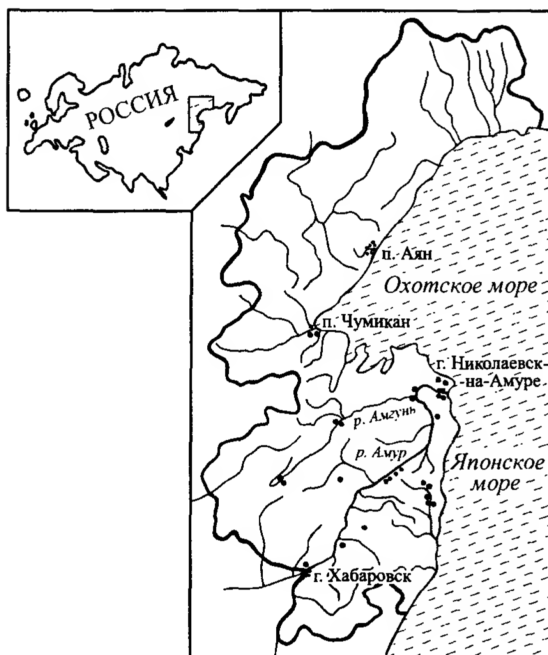


Схема расположения точек отбора проб на территории Хабаровского края.

фамилии коллектора и количества проб. Точки отбора проб обозначены на карте-схеме (см. рисунок). Всего обработана 41 альгологическая проба. Сборы водорослей носили спорадический характер, так как взяты в основном попутно со сбором амфибиотических насекомых.

Список обследованных водоемов

1. Оз. Алеутское (окрестности пос. Аян), 28 VIII 1984, скопления водорослей (С. Баринова, 3 пробы).
2. Оз. Аэропортовское (окрестности пос. Аян), 13 IX 1984, скопления водорослей (С. Баринова, 2 пробы).
3. Р. Рыбачья падь (окрестности пос. Аян), 28 VIII 1984, обрастания камней (С. Баринова, 2 пробы).
4. Р. Уйка (окрестности пос. Аян), 13 IX 1984, обрастания камней (С. Баринова, 1 проба).
5. Левый безымянный приток р. Уйка (окрестности пос. Аян), 28 VIII 1984, скопления водорослей (С. Баринова, 1 проба).
6. Временный водоем в долине р. Уйка (окрестности пос. Аян), 13 IX 1984, скопления водорослей (С. Баринова, 1 проба).
7. Р. Большой Мырчан (окрестности г. Николаевск-на-Амуре), 27 VI 1985, обрастания камней (С. Баринова, 2 пробы).
8. Р. Камора (окрестности г. Николаевск-на-Амуре), 25 VII 1985, обрастания камней (С. Баринова, 2 пробы).
9. Устье р. Амгунь, 25 VIII 1997, фитопланктон (С. Сиротский, 1 проба).
10. Верхнее течение р. Силинка, 11 VIII 1997, обрастания камней (С. Сиротский, 1 проба).

11. Устье р. Тунгуска, 31 VII 1997, фитопланктон (С. Сиротский, 1 проба).

12. Устье р. Анюй, 30 IX 1996, дрифт (Е. Макарченко, 1 проба).

13. Р. Амгунь, 4 км выше впадения р. Ирунгда, 18 VI 1994, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

14. Р. Амгунь, 20 км ниже пос. Сулук, 18 VI 1994, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

15. Левый безымянный приток р. Амгунь, 6 км ниже пос. Герби, 21 VI 1994, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

16. Правый безымянный приток р. Амгунь выше впадения р. Талиджак, 21 VI 1994, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

17. Р. Уда (окрестности пос. Чумикан), 5 км выше устья, 2 VIII 2000, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

18. Р. Тылякачан (окрестности пос. Чумикан), 200 м выше устья, 24 VIII 2000, обрастания камней (Т. Тиунова, 2 пробы).

19. Р. Медвежка, у моста, 21 VI 2000, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

20. Р. Большая Иска (окрестности г. Николаевск-на-Амуре), 4.5 км выше устья, 28 VI 2000, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

21. Р. Хиванда, у моста, 21 VI 2000, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

22. Р. Аксянка, у моста, 21 VI 2000, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

23. Р. Казима, у моста, 9 VII 2000, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

24. Р. Тумнин у скалы Гапанка, 20 VIII 1997, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

25. Р. Тумнин выше ключа Василий, 24 VI 1997, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

26. Ключ Василий (приток р. Тумнин), 300 м выше устья, 25 VI 1997, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

27. Устье р. Чичимар (приток р. Тумнин), 26 VI 1997, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

28. Ключ Асекта (приток р. Тумнин), 100 м выше устья, 29 VI 1997, обрастания камней (Т. Тиунова, 2 пробы).

29. Левый безымянный приток р. Тумнин ниже ключа Асекта, 29 VI 1997, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

30. Р. Илма (приток р. Манома), 16 VIII 1997, обрастания камней (Т. Тиунова, 2 пробы).

31. Р. Лантарь (окрестности пос. Аян), 3 км выше устья, 28 VII 1999, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

32. Р. Улуйкан (окрестности пос. Аян), 100 м выше впадения в р. Лантарь, 29 VII 1999, обрастания камней (Т. Тиунова, 1 проба).

Практически все обследованные водотоки представляют собой реки различной величины горного и предгорного типов с неширокими долинами, быстрым течением, каменистым или каменисто-галечниковым дном.

Обработка фиксированного материала проводилась по общепринятым методикам (Голлербах, Полянский, 1951; Водоросли, 1989) с использованием Определителей и Атласов отечественных и зарубежных специалистов.

Для определения диатомовых был изготовлен 41 постоянный препарат по методу E. Swift (1967) в модификации С. С. Бариновой (1988). После прокаливания створки диатомовых водорослей заключали в кедровый бальзам. Материал определяли с помощью светового микроскопа Amplival.

Список обнаруженных видов представлен в табл. 2. Внутри отделов виды расположены в алфавитном порядке. Видовые названия диатомовых приведены с уче-

том номенклатурных изменений (Bukhtiyarova, 1999), за исключением рода *Hannaea* и некоторых видов рода *Pinnularia*, которые указываются в соответствии с Атласом Британских диатомовых (Hartley et al., 1996).

Результаты исследования

В результате обработки альгологического материала определены 238 видов водорослей и 32 внутривидовых таксона из 5 отделов (табл. 1, 2).

Наиболее разнообразными в видовом отношении и количественно преобладающими в обрастаниях являются диатомовые — 192 вида. Наибольшим видовым богатством отличаются роды *Cymbella* — 17 видов (включая внутривидовые таксоны — 19), *Eunotia* — 15 (18), *Pinnularia* — 14 (17), *Navicula* — 13, *Gomphonema* — 12 (14). В состав обрастаний часто входили реофильные холодолюбивые виды *Hannaea arcus*, *Synedra ulna*, *Diatoma hiemale*, *D. mesodon*, *Achnanthidium minutissimum*, *Encyonema silesiaca*, *E. minuta*, *Gomphoneis olivaceum*, *Gomphonema parvulum*, *G. angustatum*. Водоросли из других отделов лишь иногда достигали массового развития на отдельных участках рек: *Homoeothrix varians* (синезеленые), *Ulothrix zonata* (зеленые), *Hydrurus foetidus* (золотистые), *Chantransia chalybea* (красные).

Состав доминантных и субдоминантных видов представлен в табл. 3.

2 вида: *Frustulia crassinervia* (диатомовые) и *Stigeoclonium prolixum* (зеленые) впервые обнаружены на территории России. 9 таксонов указываются впервые для территории российского Дальнего Востока, а 32 — для Хабаровского края (табл. 2).

Редкие виды

Gomphoneis herculeana. Впервые для территории России вид был отмечен В. Ч. Дорогостайским (1906) в бассейне оз. Байкал. Как *Gomphonema firma* Skv., для оз. Байкал привел этот вид и Б. В. Скворцов, указав, что он известен также из озер Косогол (Монголия) и Онежское (Skvortzow, Meyer, 1928; Skvortzow, 1937). А. А. Еленкин в списке водорослей Камчатки приводит этот вид на основании данных А. Грунова как *Gomphonema herculeanum*, отмечая, что этот вид найден пока только в Северной Америке (Grunow, 1878; Еленкин, 1914).

Cymbella mexicana var. *janischii*. Эта разновидность была ранее обнаружена в некоторых водотоках северо-запада Северной Америки и в водоемах Курильских островов Шумшу и Онекотан (Patrik, Reimer, 1975; Никулина, 2002).

ТАБЛИЦА 1

Таксономический состав водорослей, обнаруженных в некоторых водоемах Хабаровского края

Отделы	Роды	Виды	Вместе с разновидностями и формами
Cyanoprocaryota	9	13	13
Chrysophyta	1	1	1
Bacillariophyta	59	192	224
Rhodophyta	2	4	4
Chlorophyta	14	28	28
Всего	85	238	270

ТАБЛИЦА 2

Водоросли, обнаруженные в водоемах Хабаровского края

Таксоны	Номер водоема
Cyanoprocaryota	
Anabaena scheremetieviae Elenk.	11, 14
A. spiroides Kleb.	11
Aphanothece microscopica Näg.	31
Calothrix parietina (Näg.) Thur.	16
Chamaesiphon incrustans Grun.	15
**Ch. polonicus* (Rostaf.) Hansg.	29
Homoeothrix simplex Woronich.	22
H. varians Geitl.	15, 23, 28
**Lyngbya scottii* f. *minor* (F. E. Fritsch) Elenk.	21, 27
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.	23, 31, 32
Ph. uncinatum (Ag.) Gom.	17, 24, 28
***Schizothrix muelleri* Näg.	16
**Scytonema mirabile* (Dillw.) Born.	16
Chrysophyta	
Hydrurus foetidus Kirchn.	12, 20—22, 24, 26, 28, 29
Bacillariophyta	
Acanthoceras zachariasii (Brun.) Sim. (покоящиеся споры)	1
Achanthidium affine (Grun.) Czarn.	4, 7
A. minutissimum (Kütz.) Czarn.	1, 2, 4, 6, 8—12, 14—17, 19, 23—25, 27, 28, 31, 32
A. thermale Rabenh.	1, 6
**Alveolophora areolata* (Moiss.) Moiss.	15
Amphora libyca Ehr.	6
A. ovalis (Kütz.) Kütz.	1, 5, 8
A. pediculus (Kütz.) Grun.	1, 4, 6, 8
Aneumastis tuscula (Ehr.) Mann et Strickle f. *tuscula*	2, 6
**A. tuscula* f. *minor* Hust.	6
Asterionella formosa Hass.	7, 8, 11
Aulacoseira alpigena (Grun.) Kram.	24
A. ambigua (Grun.) Sim.	7, 8
A. distans (Ehr.) Sim.	9, 11, 18, 24
A. granulata (Ehr.) Sim.	6, 7, 11
A. italica (Ehr.) Sim.	5, 7, 12, 18, 20, 24, 27
Brachysira vitrea (Grun.) Ross	4
Brebissonia boeckii (Ehr.) Grun.	1, 3, 5, 17, 18, 20, 22, 24, 25, 28, 31
Caloneis bacillum (Grun.) Cl.	1, 8
C. molaris (Grun.) Kram.	6
C. silicula (Ehr.) Cl. var. *silicula*	2, 6—8
**C. silicula* var. *kjellmaniana* (Grun.) Cl.	1, 6
Cavinula pseudoscutiformis (Hust.) Mann et Stickle	1, 7, 11
Cocconeis placentula Ehr. var. *placentula*	1, 4—6, 8, 12, 15, 17—22, 24, 25, 28, 29
C. placentula var. *lineata* (Ehr.) V. H.	31, 32
Cyclostephanos dubius (Fricke) Round	11
Cyclotella meneghiniana Kütz.	7—9, 24
C. radiosa (Grun.) Lemm.	7

Таксоны	Номер водоема
Cymatopleura solea (Bréb.) W. Sm.	1, 8
Cymbella acuta A. S.	6
**C. aequalis* W. Sm.	2, 6
C. affinis Kütz.	2, 6, 12
**C. angustata* (W. Sm.) Cl.	5, 6, 12, 14
C. aspera (Ehr.) Cl.	1, 6, 32
C. cesatii (Rabenh.) Grun.	2, 6
C. cistula (Ehr.) Kirchn. var. *cistula*	1—4, 6, 8, 22, 31, 32
**C. cistula* var. *gibbosa* Brun	4, 32
C. cuspidata Kütz.	1, 6, 23, 28
**C. delicatula* Kütz.	32
**C. heteropleura* var. *minor* Cl.	2, 6, 24
C. mesiana Cholnoky	2, 4, 6
**C. mexicana* var. *janischii* (A. S.) Reim.	19
C. naviculiformis Auers.	1, 6—8, 16, 24, 27
C. parva (W. Sm.) Kirchn.	1, 3
C. stuxbergii var. *intermedia* Wisl.	2, 4, 6
**C. stuxbergii* var. *sibirica* Wisl.	24
C. tumida (Bréb.) V. H.	2, 11, 24, 25, 27, 28
C. turgidula Grun.	10, 17, 19, 24, 31, 32
**Denticula elegans* Kütz.	32
**D. kuetzingii* Grun.	1, 2
**D. tenuis* Kütz.	4, 6
***Diadesmis gallica* var. *perpusilla* (Grun.) Lange-Bertalot	5
Diatoma anceps (Ehr.) Kirchn.	6, 20, 21
D. hiemale (Roth) Heib.	1, 3, 5, 6, 8, 14, 15, 24
D. mesodon (Ehr.) Kütz.	2—6, 8, 12, 14—18, 20—22, 24—29, 31, 32
D. moniliformis Kütz.	11, 12
D. tenue Ag.	1, 2, 4—8, 17, 24, 27, 31
D. vulgare Bory	9
Didymosphenia geminata (Lyngb.) M. Schmidt	3, 4, 6, 12, 17, 21, 22, 24, 27, 29, 31, 32
Diploneis elliptica (Kütz.) Cl.	6, 8
D. parma Cl.	5, 6, 9
Encyonema minuta (Hilse) Mann	2—4, 6, 8, 10—12, 15, 17—19, 22, 24, 27—29, 31, 32
***E. paucistriata* (A. Cl.) Mann	32
E. silesiaca (Bleisch) Mann	1, 2, 5, 6, 8—12, 14, 15, 17—25, 27—29, 31, 32
Epithemia adnata (Kütz.) Bréb. var. *adnata*	17
E. adnata var. *porcellus* (Kütz.) Ross	6
E. turgida (Ehr.) Kütz.	24
Eucocconeis flexella (Kütz.) Cl.	1, 6, 17, 31, 32
Eunotia arcus Ehr.	21
E. bilunaris (Ehr.) Mills	4, 6, 7, 14, 16, 18
E. diodon Ehr.	8, 16
E. exigua (Bréb.) Rabenh.	5, 7
E. fallax var. *groenlandica* (Grun.) Lange-Bertalot et Nörp.	2, 7, 8
E. flexuosa (Bréb.) Kütz.	14

Таксоны	Номер водоема
Eunotia minor (Kütz.) Grun.	6, 9, 12, 14, 18, 19, 25
E. monodon Ehr.	6, 7
**E. nymanniana* Grun.	14
E. pectinalis (Dillw.? Kütz.) Rabenh. var. *pectinalis*	24
E. pectinalis var. *undulata* (Ralfs) Rabenh.	11
**E. perpusilla* Grun.	18
E. praerupta Ehr. var. *praerupta*	6—8, 12, 14—16, 20, 21, 23, 27, 28
E. praerupta var. *bidens* (Ehr.) Grun.	7, 8, 24
E. praerupta var. *curta* Grun.	6, 14, 20, 24
E. serra Ehr.	17
E. triodon Ehr.	17
E. veneris (Kütz.) D. T.	11, 14
***Fragilaria bidens* Heib.	7
F. capucina Desm. var. *capucina*	3, 15, 18
F. capucina var. *amphicephala* (Kütz.) Lange-Bertalot	7, 8
F. capucina var. *rumpens* (Kütz.) Lange-Bertalot	4, 6—8
F. crotonensis Kitt.	7, 8, 11
F. distans (Grun.) Bukht.	1, 5
**F. heidenii* Østr.	4
**F. montana* (Krasske) Lange-Bertalot	15, 18, 22, 28
F. tenera (W. Sm.) Lange-Bertalot	7, 32
F. vaucheriae (Kütz.) Boey-Pet. var. *vaucheriae*	1, 3—5, 7, 8, 10—12, 15, 18, 20—25, 27, 28, 31, 32
**F. vaucheriae* var. *capitellata* (Grun.) Ross	3
Fragilariforma virescens (Ralfs) Williams et Round	1, 7, 18
Frustulia amphipleuroides (Grun.) A. Cl.	18, 19, 24
****F. crassinervia* (Bréb.) Lange-Bertalot	14
F. rhomboides (Ehr.) D. T.	8, 28
F. vulgaris (Thw.) D. T.	5, 8
***Gomphoneis herculeana* (Ehr.) Cl.	19
G. olivaceum (Horn.) Daw. var. *olivaceum*	4, 10, 12, 14—25, 27—29, 31
G. olivaceum var. *minutissimum* (Hust.) Bukht.	22, 23, 25, 28, 31, 32
G. quadripunctatum (Østr.) Daw.	4, 15, 20—22, 24, 25, 27, 28
Gomphonema acuminatum Ehr. var. *acuminatum*	7, 16
G. acuminatum var. *brebissonii* (Kütz.) Cl.	2, 6, 17, 19
G. affine Kütz.	6, 12, 17, 18, 21, 24, 27—29, 31, 32
G. angustatum (Kütz.) Rabenh. var. *angustatum*	2, 4—6, 8, 14, 15, 17, 19, 21, 24, 27, 29
G. angustatum var. *undulata* Grun.	6, 8, 16, 20, 25, 28
G. angustum Ag.	6, 9, 11, 12, 19, 21, 23, 24, 28, 32
G. augur Ehr.	7
G. clavatum Ehr.	2, 6, 8, 9, 16—18, 20, 24
G. gracile Ehr.	11
G. minutum (Ag.) Ag.	19, 31, 32
G. parvulum (Kütz.) Kütz.	9, 10, 15—18, 20, 31, 32
G. productum (Grun.) Lange-Bertalot et Reich.	5—7, 19, 22, 24, 25, 28
G. truncatum Ehr.	2, 8, 24
G. ventricosum Greg.	6, 12, 15, 17, 19, 20, 24, 25, 27—29, 31, 32

Таксоны	Номер водоема
Hannaea arcus (Ehr.) Patr. var. *arcus*	3, 4, 6—15, 17—25, 27—29, 31, 32
H. arcus var. *amphioxys* (Rabenh.) Patr.	1, 5, 8, 15, 21, 22
H. arcus var. *linearis* (Holmboe) Ross f. *linearis*	1, 3—6, 9
H. arcus var. *linearis* f. *recta* (Skv. et Meyer) Pr.-Lavr.	1, 3, 4, 6, 7, 10, 15, 17—25, 27, 31, 32
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	5—8, 20, 21, 28
Hippodonta capitata (Ehr.) Lange-Bertalot, Metz. et Witk.	7, 8
Karayevia laterostrata (Hust.) Bukht.	10
Luticola goeppertiana (Bleisch) Mann	20, 22, 24
L. mutica (Kütz.) Mann	8, 9, 12, 24, 27, 28
Melosira varians Ag.	7, 12, 15, 17—21, 24, 25, 27, 28
Meridion circulare (Grev.) Ag. var. *circulare*	1, 3—7, 10, 12, 15—24, 27—29, 32
M. circulare var. *constrictum* (Ralfs) V. H.	2, 7, 8, 10, 12, 14—16, 18, 20—22, 24, 28
**Navicula avenacea* (Bréb. et Godey) Bréb.	20, 22, 24
N. cincta (Ehr.) Ralfs	5, 6
N. crucicula (W. Sm.) Donk.	1
N. cryptocephala Kütz.	1, 2, 4, 8, 11, 24, 27
**N. cryptotenella* Lange-Bertalot	24, 28
N. digitoradiata (Greg.) Ralfs	6, 18, 31
N. gregaria Donk.	8
N. meniscus Schum.	4
N. peregrina (Ehr.) Kütz.	1
N. radiosa Kütz.	1, 2, 24, 27
N. rhynchocephala Kütz.	4—6, 11, 18, 22
N. slesvicensis Grun.	1, 3, 5, 18, 20, 27
N. viridula Kütz.	1, 4—6
Neidium ampliatum (Ehr.) Kram.	6, 8
N. bisulcatum (Lagerst.) Cl.	9, 11, 14, 16
N. iridis (Ehr.) Cl.	2, 6, 8
**N. productum* (W. Sm.) Cl.	7, 9, 11
Nitzschia acicularis (Kütz.) W. Sm.	6
**N. agnita* Hust.	23, 27
N. commutata Grun.	24
N. dissipata (Kütz.) Grun.	8, 23, 27, 28, 31, 32
N. dubia W. Sm.	23
N. fonticola Grun.	1, 4—6, 15, 20, 27
N. frustulum (Kütz.) Grun.	6, 31, 32
N. gracilis Hantzsch.	8
N. palea (Kütz.) W. Sm.	2, 5, 8, 9, 11, 20, 23, 29, 31
N. paleacea (Grun.) Grun.	15
N. sublinearis Hust.	1, 3
N. umbonata (Ehr.) Lange-Bertalot	1, 2, 6
**Pinnularia acrosphaeria* Rabenh.	24
P. borealis Ehr. var. *borealis*	1, 5, 7, 8, 14, 20, 21, 25
**P. borealis* var. *rectangularis* Carlson	24, 28
P. braunii var. *amphicephala* (Mayer) Hust.	1
P. divergens W. Sm.	6
P. gentilis (Donk.) Cl.	2

Таксоны	Номер водоема
Pinnularia gibba Ehr. var. *gibba*	23
P. gibba var. *linearis* Hust.	23
P. interrupta W. Sm.	5
P. krockii (Grun.) Cl.	6
***P. lagerstedtii* (Cl.) A. Cl.	23
P. major (Kütz.) Rabenh.	1
P. mesogongyla Ehr.	6, 17
P. mesolepta (Ehr.) W. Sm.	1
P. microstauron (Ehr.) Cl. var. *microstauron*	17
P. microstauron (Ehr.) Cl. var. *brebissonii* (Kütz.) Mayer	6, 8
P. viridis (Nitzsch) Ehr.	5—8, 32
Placoneis clementis (Grun.) Cox	6
P. elginensis (Greg.) Cox	19
Planothidium joursacense (Herib.) Lange-Bertalot	1
P. lanceolata (Bréb.) Bukht. var. *lanceolata*	5, 8, 15, 17, 19, 20, 23—25, 27, 28, 31, 32
P. lanceolata var. *haynaldii* (Schaar.) Bukht.	7, 8, 18—20, 24
P. lanceolata var. *rostrata* (Østr.) Bukht.	1, 8
Psammothidium bioretii (Germ.) Bukht. et Round	2, 4—6, 8, 31
Pseudostaurosira brevistriata (Grun.) Williams et Round	1, 7
Reimeria sinuata (Greg.) Koc. et Stoer.	4, 5, 8, 10, 12, 15, 17—24, 27, 28, 31, 32
Rhoicosphenia abbreviata (Ag.) Lange-Bertalot	8, 11, 23
Rhopalodia gibba (Ehr.) O. Müll.	7, 8, 19
Rossithidium linearis (W. Sm.) Round et Bukht.	4, 7
R. pussilum (Grun.) Round et Bukht.	6
Sellaphora bacillum (Ehr.) Mann	1, 4—6
S. laevissima (Kütz.) Mann	1, 11
S. pupula (Kütz.) Mer. var. *pupula*	11
S. pupula var. *elliptica* (Hust.) Bukht.	3, 6
S. rectangularis (Greg.) Czarn.	2, 6, 24
Stauroneis anceps Ehr.	2, 4
S. phoenicenteron (Nitzsch) Ehr.	1, 2, 8
**S. smithii* Grun. var. *karelica* Wisl. et Kolbe	1, 5
Staurosira construens Ehr. var. *construens*	1
S. construens f. *subsalina* (Hust.) Bukht.	7
S. construens f. *venter* (Ehr.) Bukht.	1, 2, 5—7
S. construens var. *binodis* (Ehr.) Hamilton	1, 4, 5, 7
Staurosirella leptostauron (Ehr.) Williams et Round	6
S. pinnata (Ehr.) Williams et Round	4, 6, 7, 11, 12
Stephanodiscus hantzschii Grun.	7
Surirella angusta Kütz.	7, 8, 14, 27
S. brebissonii Kram. et Lange-Bertalot	5, 7, 8, 20, 24, 27
S. linearis var. *constricta* Grun.	6
S. minuta Bréb.	7, 8, 20
S. pantocsekii Meist.	7, 8, 24
S. tenera Greg. var. *tenera*	8
S. tenera var. *nervosa* A. S.	8
Synedra inaequalis H. Kob.	8, 9, 12, 14, 15, 17, 19, 20, 22, 24, 25, 27, 29, 31, 32

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксоны	Номер водоема
S. ulna (Nitzsch) Ehr. var. *ulna*	2, 4, 6, 7, 9—12, 15, 17—22, 24, 25, 27, 28, 31, 32
S. ulna var. *aequalis* (Kütz.) Hust.	5
S. ulna var. *amphirhynchus* (Ehr.) Grun.	8
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.	2, 5—7, 9, 11, 14, 16, 20, 24, 31
T. flocculosa (Roth) Kütz.	1, 2, 6, 7, 9, 11, 12, 14—20, 23, 24, 27, 28, 31
Tabularia tabulata (Ag.) Snoeijs	6, 8
Tryblionella gracilis W. Sm. var. *gracilis*	8
**T. gracilis* var. *ambigua* (Grun.) Bukht.	6
T. littoralis (Grun.) Mann	31
T. victoriae Grun.	8
Rhodophyta	
Batrachospermum moniliforme Roth	30
Batrachospermum sp.	14
Chantransia leibleinii Kütz.	15
Ch. chalybea (Roth) Fries	13—15, 18, 23, 28, 31, 32
Chlorophyta	
Actinotaenium cruciferum (De Bary) Teil.	31
Chaetophora elegans (Roth) Ag.	30, 32
Closterium leibleinii Kütz.	31
Cl. littorale Gay	24
Cl. tumidum Johns.	17, 31
Coenococcus planctonicus Korsch.	11
Cosmarium bioculatum Bréb.	31
C. punctulatum Bréb.	31
C. subcrenatum Hantzsch	31
Cosmoastrum brebissonii (Arch.) Pal.-Mordv.	31
C. punctulatum (Bréb.) Pal.-Mordv.	31
**Microspora amoena* var. *gracilis* (Wille) D. T.	14
M. pachyderma (Wille) Lagerh.	18
M. stagnorum (Kütz.) Lagerh.	18
Monoraphidium arcuatum (Korsch.) Hind.	11
M. contortum (Thur.) Kom.-Legn.	9, 11
Mougeotia sp. ster.	14, 31
Palmodictyon lobatum Korsch.	17
**Staurastrum sexcostatum* var. *productum* West	31
***Stigeoclonium flagelliferum* Kütz.	17
****S. prolixum* Jao	13
S. tenue (Ag.) Kütz.	10
***Tetraspora cylindrica* (Wahlnbg.) Ag.	24
**T. gelatinosa* (Vauch.) Desv.	30
Ulothrix aequalis Kütz.	22
***U. moniliformis* Kütz.	17
U. tenuissima Kütz.	25, 29
U. zonata (Web. et Mohr.) Kütz.	10, 17, 20, 24, 25, 27—29, 31

Примечание. Номера водоемов соответствуют нумерации в общем списке обследованных водоемов. * — виды, впервые указываемые для территори Хабаровского края, ** — впервые для российского Дальнего Востока, *** — впервые для России.

ТАБЛИЦА 3

Комплексы доминирующих водорослей в обследованных водоемах

Водоемы	Доминанты	Субдоминанты
Оз. Алеутское	*Diatoma tenue*, *Staurosira construens* f. *venter*	*Pseudostaurosira brevistriata*
Оз. Аэропортовское	*Denticula kuetzingii*, *Encyonema minuta*	*Cymbella cistula*, *C. mesiana*, *Tabellaria flocculosa*
Р. Рыбачья падь	*Diatoma hiemale*, *Hannaea arcus* var. *linearis*	*Hannaea arcus*, *Fragilaria vaucheriae*
Р. Уйка	*Hannaea arcus* var. *arcus*, var. *linearis*, *Synedra ulna*, *Diatoma tenue*	*Didymosphenia geminata*, *Encyonema silesiaca*, *Meridion circulare*
Левый безымянный приток р. Уйка	*Diatoma tenue*, *Fragilaria distans*, *Hannaea arcus* var. *linearis*	*Brebissonia boeckii*
Временный водоем в долине р. Уйка	*Diatoma mesodon*, *D. tenue*, *Eucocconeis flexella*	*Synedra ulna*, *Cymbella cistula*, *C. aequalis*, *Encyonema silesiaca*, *Fragilaria capucina* var. *rumpens*
Р. Большой Мырчан	*Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, *Hannaea arcus* var. *linearis* f. *recta*	*Aulacoseira granulata*, *Synedra ulna*, *Diatoma tenue*
Р. Камора	*Melosira varians*, *Asterionella formosa*, *Navicula cryptocephala*	*Planothidium lanceolata*, *Cocconeis placentula*
Р. Силинка	*Ulothrix zonata*, *Hannaea arcus*, *Achnanthidium minutissimum*, *Encyonema silesiaca*, *Gomphoneis olivaceum*	*Hannaea arcus* var. *linearis* f. *recta*, *Encyonema minuta*, *Reimeria sinuata*
Р. Тунгуска	*Aulacoseira granulata*	*Synedra ulna*, *Fragilaria vaucheriae*, *Nitzschia palea*
Р. Анюй	*Hydrurus foetidus*, *Hannaea arcus*	*Synedra inaequalis*, *Gomphoneis olivaceum*, *Fragilaria vaucheriae*, *Achnanthidium minutissimum*, *Encyonema silesiaca*
Р. Амгунь, 4 км выше впадения р. Ирунгда	*Stigeoclonium prolixum*	*Hannaea arcus*, *Gomphonema angustatum*
Р. Амгунь, 20 км ниже пос. Сулук	*Chantransia chalybea*, *Tabellaria flocculosa*, *Achnanthidium minutissimum*, *Hannaea arcus*	*Tabellaria fenestrata*
Левый безымянный приток р. Амгунь, 6 км ниже пос. Герби	*Chantransia chalybea*, *Homoeothrix varians*, *Encyonema silesiaca*, *Hannaea arcus*	*Synedra inaequalis*, *Fragilaria vaucheriae*, *Gomphoneis olivaceum*
Правый безымянный приток р. Амгунь выше р. Талиджак	*Scytonema mirabile*, *Tabellaria flocculosa*	*Diatoma mesodon*, *Achnanthidium minutissimum*
Р. Уда	*Hannaea arcus*, *Gomphonema parvulum*, *G. angustatum*, *Achnanthidium minutissimum*, *Gomphoneis olivaceum*	*Synedra ulna*, *Planothidium lanceolata*, *Brebissonia boeckii*
Р. Тылякачан	*Gomphoneis olivaceum*, *Meridion circulare*, *Hannaea arcus*	*Synedra ulna*, *Fragilaria vaucheriae*, *F. capucina*
Р. Медвежка	*Encyonema silesiaca*, *Gomphonema minutum*	*Reimeria sinuata*, *Gomphonema angustum*, *G. angustatum*, *Hannaea arcus*
Р. Большая Иска	*Hydrurus foetidus*, *Ulothrix zonata*, *Synedra ulna*, *Gomphoneis olivaceum*, *Hannaea arcus*	*Planothidium lanceolata*, *Navicula avenacea*
Р. Хиванда	*Hydrurus foetidus*, *Hannaea arcus*, *Diatoma mesodon*	*Encyonema silesiaca*

Водоемы	Доминанты	Субдоминанты
Р. Аксянка	*Hydrurus foetidus, Hannaea arcus, Gomphoneis olivaceum*	*Fragilaria vaucheriae, Encyonema silesiaca*
Р. Казима	*Chantransia chalybea, Homoeothrix varians, Hannaea arcus, Nitzschia dissipata, Gomphoneis olivaceum, Achnanthidium minutissimum*	*Phormidium autumnale, Fragilaria vaucheriae*
Р. Тумнин у скалы Гапанка	*Hydrurus foetidus, Hannaea arcus, Ulothrix zonata, Gomphonema angustatum*	*Gomphoneis olivaceum, Encyonema silesiaca, Fragilaria vaucheriae, Gomphonema ventricosum*
Р. Тумнин выше ключа Василий	*Hannaea arcus*	*Encyonema silesiaca, Synedra ulna, Gomphoneis olivaceum*
Ключ Василий	*Hydrurus foetidus*	*Diatoma mesodon*
Р. Чичимар	*Hannaea arcus, Gomphoneis olivaceum*	*Encyonema silesiaca*
Ключ Асекта	*Homoeothrix varians, Hydrurus foetidus, Hannaea arcus, Encyonema silesiaca, Gomphoneis olivaceum*	*Achnanthidium minutissimum, Gomphoneis quadripunctatum, Gomphonema productum*
Левый безымянный приток р. Тумнин ниже ключа Асекта	*Hydrurus foetidus, Diatoma mesodon, Hannaea arcus, Ulothrix tenuissima*	*Encyonema silesiaca, E. minuta, Gomphonema angustatum, Gomphoneis olivaceum*
Р. Илма	*Batrachospermum moniliforme, Chaetophora elegans*	*Tetraspora gelatinosa*
Р. Лантарь	*Phormidium autumnale, Hannaea arcus, Achnanthidium minutissimum, Synedra ulna*	*Planothidium lanceolata, Encyonema silesiaca, E. minuta, Didymosphenia geminata*
Р. Улуйкан	*Phormidium autumnale, Hannaea arcus, Achnanthidium minutissimum*	*Encyonema minuta, E. silesiaca, Fragilaria tenera*

Aneumastis tuscula f. *minor*. На территории Дальнего Востока вид был отмечен только дважды как *Navicula tuscula* (Журкина, Кухаренко, 1974; Кузьмин, 1985). Нами в оз. Аэропортовское и временном водоеме в долине р. Уйка обнаружена его форма. В результате таксономических преобразований в роде *Navicula* вид был переведен в род *Aneumastis* (Bukhtiyarova, 1999).

Diadesmis gallica var. *perpusilla*. Эта редкая разновидность ранее была отмечена только в водотоках Карпат (Bukhtiyarova, 1999).

Pinnularia lagerstedtii. Ранее для горячих источников Камчатки указывалась только разновидность *lagerstedtii* var. *minuta* Østr. (Petersen, 1946).

Fragilaria montata (= *Synedra montata* Krasske) ранее единично указывался в якутских реках Колыма, Яна и Холомоллох, р. Зеравшан в Средней Азии, в Нижнем Енисее, р. Южный Чирип на о-ве Итуруп и в водоемах Украины (Комаренко, 1968; Музафаров, Мусаев, 1969; Комаренко, Васильева, 1975; Левадная, 1986; Баринова, 1989; Bukhtiyarova, 1999).

Encyonema paucistriata впервые найден недавно в водотоках Северо-Западной Сибири (Lange-Bertalot, Genkal, 1999).

Frustulia crassinervia. Впервые найден на территории России. Определен по: H. Lange-Bertalot, D. Metzeltin (1996).

Alveolophora areolata В левом безымянном притоке р Амгунь, в 6 км ниже пос. Герби встречена створка ископаемого вида *A areolata* (= *Melosira areolata* Moiss), известного из среднего миоцена павловской свиты в Приморье (Диатомовые .., 1992).

Schizothrix muelleri Известны единичные находки этого вида на Кавказе, в Карелии и Средней Азии (Тарноградский, 1947; Воронихин, 1950; Сдобникова, 1958)

Stigeoclonium prolixum Обнаружен в р. Амгунь, в 4 км выше впадения р Ирунгда, в массе. Вид описан из Китая, для России отмечается впервые. Близок к *S lubricum* (Dillw.) Kutz., но отличается вдвое большей шириной основных нитей 25—30 мк (Printz, 1964)

В целом наши данные значительно дополняют сведения о пресноводных водорослях российского Дальнего Востока.

Благодарности

Выражаем огромную благодарность С. Е. Сиротскому, Е А Макарченко и особенно Т. М. Тиуновой, любезно собиравшим для нас альгологические пробы во время своих экспедиционных работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баринова С С Полиморфизм соединительных структур диатомовых водорослей // Эволюционные исследования Вавиловские темы Владивосток, 1988 С 110—122

Баринова С С Пресноводные диатомовые водоросли Курильских островов // Систематика и экология речных организмов Владивосток, 1989 С 138—141

Баринова С С , Медведева Л А Водоросли // Грибы, лишайники, водоросли и мохообразные Комсомольского заповедника (Хабаровский край) Владивосток, 1989 С 66—109

Баринова С С , Сиротский С Е Биогеохимическая и продукционная характеристики фитопланктона р Амур и водоемов его придаточной системы // Биогеохимические ореолы рассеяния химических элементов в экосистемах Дальнего Востока Владивосток, 1991 С 123—145

Водоросли Справочник / Под ред С П Вассер, Н В Кондратьева, Н П Масюк и др Киев, 1989 608 с

Воронихин Н Н К флоре водорослей Северной Карелии // Тр Бот ин-та АН СССР Сер 2 1950 Вып 6 С 66—87

Голлербах М М , Полянский В И Определитель пресноводных водорослей СССР Пресноводные водоросли и их изучение М., 1951 Вып 1 199 с

Дорогостайский В Ч Материалы для альгологии оз Байкал и его бассейна // Изв Вост Сиб отд Русск Географич об-ва 1906 Т 35 № 3 С 1—44

Еленкин А А Пресноводные водоросли Камчатки // Камчатская экспедиция Ф П Рябушинского Ботанический отдел М , 1914 Вып 2 С 1—402

Журкина В В , Кухаренко Л А Пресноводные диатомовые водоросли Хасанского района Приморского края // Споровые растения советского Дальнего Востока Владивосток, 1974 Т 22 № 125 С 17—28

Киселев И А Состав и распределение фитопланктона в Амурском лимане // Исследование морей СССР 1931 Т 14 С 31—116

Киселев И А Новые данные о составе, распределении и происхождении фитопланктона в Амурском лимане и ближайших к нему участках Японского и Охотского морей // Уч зап Ленингр ун-та 1937 Т. 3 № 15 С 41—52

Комаренко Л Е Планктон бассейна реки Яны М , 1968 151 с

Комаренко Л Е , Васильева И И Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии М , 1975 423 с

Кузьмин Г. В. Видовой состав фитопланктона водоемов зоны затопления Колымской ГЭС. Препринт. Магадан, 1985. 41 с.

Кухаренко Л. А. Водоросли // Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская область). Владивосток, 1998. С. 11—32.

Кухаренко Л. А., Медведева Л. А., Баринова С. С., Батенок И. Н. Водоросли // Флора и растительность Большехехцирского заповедника (Хабаровский край). Владивосток, 1986. С. 13—29.

Кухаренко Л. А., Науменко Ю. В. Оценка качества воды реки Амур по сапробности водорослей // Криптогамические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1990. С. 48—59.

Левадная Г. Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск, 1986. 286 с.

Медведева Л. А. К альгофлоре Ботчинского заповедника // Тез. докл. IV Дальневосточ. конф. по заповедному делу. Владивосток, 1999а. С. 105—106.

Медведева Л. А. Первые сведения по альгофлоре Буреинского заповедника // Тр. гос. природного заповедника «Буреинский». Хабаровск, 1999б. Вып. 1. С. 87—97.

Медведева Л. А., Сиротский С. Е. Аннотированный список водорослей реки Амур и водоемов его придаточной системы // Биогеохимические и геоэкологические исследования наземных и пресноводных экосистем. Владивосток, 2002. Вып. 12. С. 130—218.

Медведева Л. А., Сиротский С. Е., Оглы З. П. Водоросли бассейна реки Амур (Россия): литературный обзор // Биогеохимические и гидроэкологические особенности экосистем бассейна реки Амур. Владивосток, 2001. Вып. 11. С. 151—174.

Мокеева Н. П. Новые данные о фитопланктоне среднего течения р. Амур // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. 1963. Т. 13. С. 90—93.

Музафаров А. М., Мусаев К. Ю. Материалы к познанию флоры водорослей водоемов верхнего течения р. Зеравшан // Флора водорослей водоемов Узбекистана. Ташкент, 1969. С. 3—31.

Никулина Т. В. Пресноводные водоросли // Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного Курильского проекта). Владивосток, 2002. С. 23—34.

Оглы З. П., Качаева М. И. Биоразнообразие водных экосистем Забайкалья. Каталог водорослей Верхнеамурского бассейна. Новосибирск, 1999. 91 с.

Сдобникова Н. В. К характеристике систематического состава водорослей такыров северной части Туранской низменности // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 12. С. 1675—1681.

Сиротский С. Е., Медведева Л. А., Макарченко Е. А., Макарченко М. А. Гидробиологическое состояние водотоков в районе деятельности горнообогатительного комбината пос. Многовершинный // Биогеохимические и экологические оценки техногенных экосистем бассейна реки Амур. Владивосток, 1994. С. 68—81.

Скворцов Б. В. О фитопланктоне озера Чля Амурской области. Материалы по флоре водорослей Азиатской России. 3 // Журн. Русского бот. об-ва. 1917а. Т. 2. С. 15—20.

Скворцов Б. В. Водоросли верховьев р. Зеи Амурской области. Материалы по флоре водорослей Азиатской России. 4 // Там же. 1917б. Т. 2. С. 117—120.

Скворцов Б. В. Первые сведения о фитопланктоне р. Амура. Материалы по флоре водорослей Азиатской России. 7 // Там же. 1918а. Т. 3. С. 1—9.

Скворцов Б. В. К познанию водорослей Амурской и Забайкальской областей. Материалы по флоре водорослей Азиатской России. 10 // Там же. 1918б. Т. 3. С. 18—22.

Тарноградский Д. А. Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа. 2. Тарское торфяное болото // Тр. Сев.-Осет. с.-х. ин-та. 1947. Т. 1. № 14. С. 221—236.

Хахина А. Г. Фитопланктон озер нижнего течения р. Амура // Тр. ДВ Филиала АН СССР. 1937. Т. 2. С. 333—373.

Хахина А. Г. Микрофлора озера Болонь в связи с вопросами питания толстолоба // Изв. ТИНРО. 1948. Т. 27. С. 187—219.

Bukhtiyarova L. Diatoms of Ukraine. Inland waters. Kyiv, 1999. 133 p.

Grunow A. Algen und Diatomaceen aus dem Kaspischen Meere // Naturwiss. Beitr. Kenntn. Kaukasusländer. Sitzungsber. Naturw. Ges. Dresden. 1878. Bd 6. S. 100—133.

Hartley B., Barber H. G., Carter J. R. An Atlas of British Diatoms / Ed. by P. A. Sims. Bristol, 1996. 601 p.

Lange-Bertalot H., Genkal S. I. Diatoms from Siberia I. Islands in the Arctic Ocean (Yugorsky-Shar Strait) // Iconographia Diatomologica: Annotated Diatom Micrographs. Vol. 6. Koenigstein, 1999. S. 7—271.

Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Indicators of Oligotrophy. 800 taxa representative of three ecologically distinct lake types // Iconographia Diatomologica: Ecology-Diversity-Taxonomy. Königstein, 1996. Vol. 2. 390 p.

Patrick R., Reimer Ch. W. The diatoms of the United States. Exclusive of Alaska and Hawaii. Philadelphia, 1975. Vol. 2. Pt 1. 213 p.

Petersen J. B. Algae collected by Eric Hultén on the Swedish Kamtchatka expedition 1920—1922, especially from hot springs // Danske Vid. Selsk. Biol. Medd. 1946. Bd 20. N 1. 122 p.
Printz H. Die Chaetophoralen der Binnengewässer (eine systematische Übersicht). Oslo, 1964. 376 s.
Skvortzow B. W. Bottom Diatoms from Olhon gate of Baikal lake, Siberia // Philippine J. Sci. 1937. Vol. 62. N 3. P. 293—377.
Skvortzow B. W., Meyer C. I. A contribution to the diatoms of Baikal Lake // Proc. Sungaree River Biological Station. Harbin, 1928. Vol. 1. N 5. P. 1—55.
Swift E. Cleaning diatoms frustules with ultraviolet radiation and peroxide // Phycologia. 1967. Vol. 6. N 2—3. P. 161—163.

SUMMARY

Results of the study of the algae species composition in various waterbodies of Khabarovsk Territory of Russia are reported. The list of the found algae totals 238 species (270 including intraspecific taxa) from 5 divisions. Reophilic diatoms are the most diverse and prevailing in quantity. Dominant and subdominant species are specificated. Two species, *Frustulia crassinervia* and *Stigeoclonium prolixum* are first recorded in Russia. 9 taxa are first found in the Russian Far East, and 32 first in Khabarovsk Territory. Noteworthy and rare algae species are briefly characterized.

УДК 582.29 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 11

© Н. В. Малышева

О РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЛИШАЙНИКОВ НА ТЕРРИТОРИИ МАЛЫХ ГОРОДОВ НА ПРИМЕРЕ СЕБЕЖА (ПСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

N. V. MALYSHEVA. ON THE DISTRIBUTION OF LICHENS OVER MINOR TOWNS (BY EXAMPLE OF SEBEZH, PSKOV REGION)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Лаборатория географии и картографии растительности
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 19.05.2004

Рассмотрено распределение лишайников на территории малых городов на примере г. Себежа (Псковская обл.), расположенного на территории Себежского национального парка. Распределение имеет мозаичный характер, что связано с наличием пригодных для лишайников местообитаний и субстратов. Приведены карты распространения числа видов лишайников и нахождения редких и индикаторных видов на городской территории.
Ключевые слова: лишайники, лихенофлора городов, малый город, Себежский национальный парк, г. Себеж, Псковская обл.

Распределение лишайников в городах имеет закономерный характер и связано с наличием подходящих местообитаний и субстратов. Ранее это было показано нами для мегаполиса С.-Петербурга (Малышева, 2003а) и Пскова, относящегося к категории больших городов (Малышева, 2004).

Целью данной работы являлось рассмотрение распределения лишайников на территории малого города, на примере г. Себежа. Ранее автором частично приводился видовой состав лишайников г. Себежа (Малышева, 2003б, в), но распределение их на городской территории не рассматривалось. В задачи исследования входило: выяснение закономерности распределения лишайников в малом городе, составление карт распространения лишайников на городской территории и нахождения редких и индикаторных видов, выяснение частоты встречаемости отдельных видов.

Материал и методика

Г. Себеж расположен на территории Псковской обл. на берегу оз. Себежское. Он является районным центром, где проживает около 7 тыс. человек, и относится к категории малых городов. Площадь города составляет примерно 2.5 км². На его территории расположено 1017 частных домов. Застройка в основном одноэтажная. Город имеет богатую историю, он упоминается в хрониках XV в. Г. Себеж входит в состав Себежского национального парка, где хорошо изучен растительный и животный мир (Биоразнообразие..., 2001) и осуществляется постоянный мониторинг за состоянием окружающей среды.

Сбор материала проводился в июне 2002 г. маршрутным методом в сочетании с методом сеточного картирования. Условно городская территория разбивалась на квадраты 200 × 200 м², в которых тщательно осматривались разнообразные субстраты, где могли встречаться лишайники (деревья, гниющая древесина, фундаменты, почва, камни и пр.). Опытным путем было установлено, что такие пробные площадки достаточно репрезентативны при изучении флоры лишайников малых городов.

Для оценки частоты встречаемости видов лишайников на территории г. Себежа учитывалась доля квадратов, где встречаются лишайники, от общего числа квадратов обследованной территории города. Полученные значения разбивались на классы: I класс встречаемости — лишайники встречаются единично, II — редко (2—20 %), III — обычно (21—60 %), IV — часто (>60 %).

Определение лишайников проводилось в Лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Названия видов лишайников приведены в основном по работе R. Santesson (1993) с учетом последних работ по систематике, латинские названия высших растений — по С. К. Черепанову (1995) и Н. Н. Цвелёву (2000).

Результаты и обсуждение

В результате проведенного исследования было выяснено, что распределение лишайников на территории малого города Себежа имеет мозаичный характер (рис. 1). Это связано с приуроченностью лишайников к определенным местообитаниям и субстратам (табл. 1).

Наибольшее число видов (35, или 57 % от общего числа видов) отмечено в районах жилой застройки города, состоящей в основном из частных одноэтажных домов с приусадебными участками. Это является особенностью малых городов, в мегаполисе С.-Петербурга и в г. Пскове лишайников больше всего найдено в парковых ландшафтах. Довольно много лишайников встречается в зеленых массивах старых некрополей (православное, католическое и еврейское кладбища) — 27 видов, или 44 %. Характерной особенностью г. Себежа в отличие от мегаполиса С.-Петербурга и г. Пскова являются отсутствие лесопарков вокруг города и произрастание леса сразу за городом. Около промышленных предприятий (хлебокомбинат, АО «Промтехника», деревообрабатывающее производство) обнаружено меньше всего лишайников — 6 видов, или 10 % видового состава. В целом проблема атмосферного загрязнения в малых городах является не такой острой, как в крупных, поскольку в них меньше автотранспорта, мало развита промышленность. Влияние локального загрязнения атмосферы автотранспортом наблюдается в г. Себеже лишь около таможни, где иногда скапливается транспорт, ожидающий пропуска через таможенный контроль.

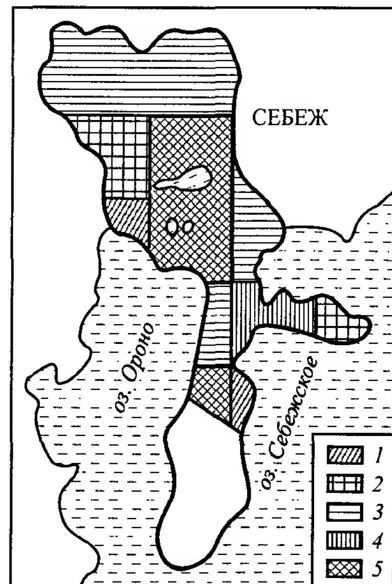


Рис. 1. Распределение числа видов лишайников на территории г. Себежа.

Число видов: *1* — 5—10, *2* — 11—15, *3* — 16—20, *4* — 21—25, *5* — 26—30.

На территории г. Себежа, как и в других малых городах, отсутствует резкая градация числа видов лишайников на соседних участках, что наблюдается, например, в мегаполисе С.-Петербурга (Малышева, 1996), где возможно соседство квадратов с 2—3 и 43 видами лишайников (Малышева, Связева, 1995). Возможно, это связано с меньшей контрастностью экотопов в малых городах.

Найденные лишайники различаются по частоте встречаемости видов (табл. 1, 2). 74 % (или 45 видов) найденных в городе лишайников встречены по 1 разу или относятся к редким, и лишь 26 % (16 видов) встречаются часто и обычно. Отмечается определенная стабилизация видового состава лихенофлоры, наличие постоянного комплекса синантропных видов (Малышева, 2003б). Виды синантропного комплекса, составляющие примерно 1/3 от числа обнаруженных видов, довольно равномерно распределены по всей территории города. Редкие для города индикаторные виды, более характер-

ТАБЛИЦА 1

Распределение лишайников малого города Себежа по местообитаниям и субстратам (по Малышевой Н. В., 2003в, с дополнениями и изменениями)

№ п/п	Вид	Ч	Местообитание							Субстрат				
			1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*
1	*Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins	I			+					+				
2	*Bacidia friesiana* (Hepp) Körb.	I						+		+				
3	*B. naegelii* (Hepp) Zahlbr.	I				+	+			+				
4	*Caloplaca decipiens* (Arnold) Blomb. et Forssell	II					+							+
5	*C. holocarpa* (Hoffm.) A. E. Wade	III			+		+	+	+	+			+	+
6	*C. saxicola* (Hoffm.) Nordin	I				+								+
7	*Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr.	II			+		+				+			+
8	*C. reflexa* (Nyl.) Lettau	I			+					+				
9	*C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg.	II					+			+			+	
10	*C. xanthostigma* (Ach.) Lettau	II	+	+			+			+				
11	*Cladonia fimbriata* (L.) Fr.	I			+					+				
12	*Evernia prunastri* (L.) Ach.	II	+		+	+	+		+	+				
13	*Hafellia disciformis* (Fr.) Marbach et H. Mayrhofer	I							+	+				
14	*Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy	II			+					+				
15	*Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.	IV	+	+	+	+				+			+	
16	*H. tubulosa* (Schaer) Hav.	I				+				+				
17	*Lecanora allophana* Nyl.	I					+			+				
18	*L. argentata* (Ach.) Malme	II	+			+				+			+	
19	*L. carpinea* (L.) Vain.	II	+				+			+				

№ п/п	Вид	Ч	Местообитание							Субстрат				
			1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*
20	*L. cateilea* (Ach.) A. Massal.	I					+			+				
21	*L. crenulata* Hook.	I					+							+
22	*L. dispersa* (Pers.) Sommerf.	I					+							+
23	*L. hagenii* (Ach.) Ach.	IV	+		+	+	+	+		+			+	+
24	*L. piniperda* Körb.	II	+				+			+				
25	*L. pulicaris* (Pers.) Ach.	II	+			+				+				
26	*L. rugosella* Zahlbr.	I	+							+				
27	*L. symmicta* (Ach.) Ach.	III	+			+	+			+			+	
28	*Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel	II				+	+			+			+	
29	*Lepraria incana* (L.) Ach.	I					+			+				
30	*Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl.	III	+	+	+		+			+			+	
31	*M. septentrionalis* (Lynge) Essl.	II				+				+				
32	*M. subargentifera* (Nyl.) Essl.	II	+		+					+				
33	*Micarea nitschkeana* (J. Lahm. ex Rabenh.) Harm.	II	+							+				
34	*M. peliocarpa* (Anzi) Coppins et R. Sant.	I					+						+	
35	*Opegrapha rufescens* Pers.	I			+					+				
36	*O. varia* Pers.	I			+					+				
37	*Parmelia sulcata* Taylor	IV	+	+	+	+			+	+			+	
38	*Peltigera didactyla* (With.) J. R. Laundon	I				+						+		
39	*Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg	IV	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+
40	*Phlyctis agelaea* (Ach.) Flot.	I					+			+				
41	*P. argena* (Spreng.) Flot.	III			+	+	+			+				
42	*Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier	III	+	+	+		+			+			+	
43	*P. caesia* (Hoffm.) Fürnr.	I					+				+			
44	*P. dubia* (Hoffm.) Lettau	III				+	+			+				
45	*P. stellaris* (L.) Nyl.	III	+		+					+			+	
46	*P. tenella* (Scop.) DC.	IV	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+
47	*Physconia distorta* (With.) J. R. Laundon	I					+			+				
48	*P. enteroxantha* (Nyl.) Poelt	III	+	+	+		+		+	+				+
49	*P. perisidiosa* (Erichsen) Moberg	I			+					+				
50	*Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy	I					+				+			
51	*Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf	I				+				+				
52	*Ramalina fastigiata* (Pers.) Ach.	II			+		+			+				
53	*R. pollinaria* (Westr.) Ach.	II			+					+				
54	*Rinodina exigua* (Ach.) Gray	I	+							+				
55	*R. sophodes* (Ach.) A. Massal.	I				+				+				
56	*Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda	IV	+		+			+	+	+			+	
57	*Usnea subfloridana* Stirt.	I					+			+				
58	*Verrucaria muralis* Ach.	II			+		+							+
59	*Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr.	I					+			+				
60	*X. parietina* (L.) Th. Fr.	IV	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+
61	*X. polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber	IV	+		+	+			+	+				
	Всего: 61		23	8	27	21	35	6	10	51	5	1	16	12

Примечание. Ч — класс частоты встречаемости: I класс встречаемости — лишайники встречаются единично, II — редко (2—20 %), III — обычно (21—60 %), IV — часто (>60 %). Местообитания: *1* — исторические сады и парки, *2* — современные сады и парки, *3* — некрополи, *4* — набережные, *5* — жилые кварталы, *6* — промышленная зона, *7* — транспортные магистрали (автодороги, шоссе, улицы, железнодорожные станции). Субстраты: *1* — кора, *2* — камни, *3* — почва, *4* — древесина, *5* — искусственный субстрат (бетон, цемент, кирпич, железо и т. п.).

ТАБЛИЦА 2

Распределение числа видов лишайников по частоте всетречаемости в мегаполисе (С.-Петербург), большом (Псков) и малом (Себеж) городах

Класс встречаемости	Города		
	С.-Петербург	Псков	Себеж
I	68 (44)	24 (29)	28 (46)
II	41 (27)	31 (37)	17 (28)
III	13 (9)	15 (18)	8 (13)
IV	31 (20)	13 (16)	8 (13)
Всего	153 (100)	83 (100)	61 (100)

Примечание. Цифры перед скобкой — абсолютное число видов, в скобках — доля видов, %

ые для ненарушенных местообитаний, также приурочены к определенным местообитаниям (в основном к старым некрополям). Это хорошо прослеживается при рассмотрении карты распространения лишайников в городе (рис. 2) и также подтверждает мозаичный характер общего распространения лишайников на территории малых городов.

Таким образом, распределение лишайников на территории малого города имеет хорошо выраженный мозаичный характер, что связано с характерными местообитаниями и в меньшей степени с локальными источниками загрязнений. Наибольшее число видов отмечается в районах жилой застройки.

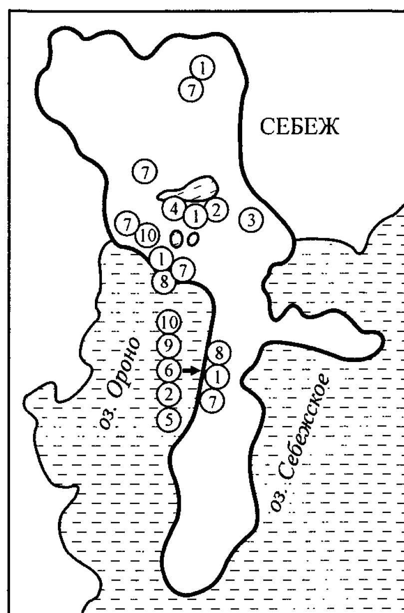


Рис. 2. Распространение редких и индикаторных видов на территории г. Себежа.

1 — *Evernia prunastri*, 2 — *Melanelia septentrionalis*, 3 — *Cladonia fimbriata*, 4 — *Hypogymnia tubulosa*, 5 — *Peltigera didactyla*, 6 — *Pseudevernia furfuracea*, 7 — *Ramalina fastigiata*, 8 — *R. pollinaria*, 9 — *Opegrapha rufescens*, 10 — *O. varia*.

Благодарности

Работа выполнялась при поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция» (договор № Э0404).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Биоразнообразие и редкие виды национального парка «Себежский». СПб., 2001. 280 с.
Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 1. Современная лихенофлора и ее анализ // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 6. С. 23—30.
Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. СПб., 2003а. 100 с.
Малышева Н. В. Лишайники малых городов Северо-Запада России // Бот. журн. 2003б. Т. 88. № 10. С. 40—50.
Малышева Н. В. Лишайники города Себеж // Природа Псковского края. 2003в. Вып. 15. С. 10—13.
Малышева Н. В. Лишайники города Пскова. 3. Особенности распределения лишайников на городской территории // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 9. С. 1453—1456.
Малышева Н. В., Связева О. А. Лишайники парка Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук (Санкт-Петербург) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 108—118.
Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
Santesson R. Lichens and lichencolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

SUMMARY

The distribution of lichens over the territory of the minor town Sebezh (Pskov Region) is studied, using the method of net mapping, with net size 200 × 200 m. The distribution has a mosaic character, depending on different habitats and substrates.

УДК 581.524.442 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 11

© И. В. Черепанов

ВОЗОБНОВЛЕНИЕ *ALNUS INCANA* (*BETULACEAE*) И *ULMUS GLABRA* (*ULMACEAE*) — ДОМИНАНТОВ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ В ДОЛИНЕ РЕКИ РАГУШИ (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

I. V. TCHEREPANOV. NATURAL REGENERATION OF *ALNUS INCANA* (*BETULACEAE*) AND *ULMUS GLABRA* (*ULMACEAE*), DOMINANTS OF FLOOD-PLAIN FORESTS IN THE VALLEY OF THE RAGUSHA RIVER (LENINGRAD REGION)

Санкт-Петербургский городской Дворец творчества юных, Лаборатория ботаники
191011 С.-Петербург, Невский пр., 39
Тел. 310-12-90
Факс 310-14-14
E-mail: tchlab@mail.ru
Поступила 30.04.2004

Исследование стратегии возобновления *Ulmus glabra* (вяз шершавый) и *Alnus incana* (ольха серая), основных лесообразующих пород пойменных лесов долины р. Рагуши, выявило существенное различие между этими видами. Для вяза характерны обильное семенное возобновление и высокая смертность всходов в первые годы жизни, ольха характеризуется менее обильным, преимущественно вегетативным возобновлением и значительно меньшей смертностью проростков. Выявлена связь интенсивности возобновления, скорости роста и смертности проростков обоих видов с характеристиками субстрата и освещенностью, причем характер связи для вяза и ольхи различен.

Ключевые слова: возобновление, пойменные леса, *Alnus incana*, *Ulmus glabra*, р. Рагуша, Ленинградская обл.

Предлагаемая работа содержит сведения о некоторых особенностях развития древостоев поймы нижнего течения р. Рагуши.

Долина р. Рагуши — один из уникальных ландшафтов Северо-Западной России, памятник природы, является местообитанием множества редких видов растений (Еремеева и др., 2002) и отличается своеобразием растительных сообществ. Между тем, сведений о растительном мире Рагуши опубликовано сравнительно немного, причем в основном они относятся к описанию флоры, тогда как растительные сообщества остаются мало исследованными. Обзор публикаций по ботаническим исследованиям р. Рагуши приведен в статье Е. Ю. Еремеевой с соавт. (2002).

Наибольшую роль в растительном покрове поймы р. Рагуши в нижнем течении играют сероольховые леса (*Alnus incana* (L.) Moench.) со значительной примесью вяза шершавого (*Ulmus glabra* Huds.) и других широколиственных пород. Их можно считать одним из ландшафтообразующих сообществ памятника природы, кроме того они являются местообитанием ряда редких и охраняемых видов растений и животных.

Своеобразие долины нижнего течения р. Рагуши определяется следующими особенностями, прямо или опосредованно влияющими на растительность поймы. Во-первых, подстилающей структурой здесь является сложно построенная толща осадочных пород нижнего карбона, основную роль в которой играют известняки и доломиты. Значительный уклон русла (17 м/км, что соответствует среднему уклону около 1°) вместе с наличием относительно легко разрушаемых коренных пород определяют значительную скорость врезания русла реки. Это приводит к накоплению в пойме большого количества обломков известняка (от крупных глыб до мелкого щебня). Такой обломочный материал вместе с песчаным или супесчаным аллювием, которым заполнены промежутки между более крупными частицами щебня, выстилает все ложе долины и служит основным исходным субстратом при формировании почв. Поэтому в долине реки широко распространены дерново-карбонатные почвы, которые даже при малой мощности гумусированного горизонта имеют достаточно высокое плодородие и определяют возможность произрастания видов, требовательных к богатству почв. Во-вторых, со значительным уклоном русла связаны характерные формы пойменного рельефа, обусловленные большими скоростями течения воды во время половодья. Значительная степень концентрации внерусловогo потока приводит к формированию на поверхности поймы сложной сети сезонно-сухих русел, которые часто не только выработаны в аллювиальной и обломочной толще, но и врезаны в подстилающий известняк. Днища этих русел лишены почвы и перекрыты песчаными линзами, а в немногих углублениях, в которых после схода половодья застаивается вода, — и тонкими прослойками ила. Эти сезонно-сухие русла и плоские островки между ними являются основной формой расчленения поймы. Типичный для равнинных рек волнистый рельеф в пойме р. Рагуши не выражен. Наконец, высокие скорости воды в половодье сами по себе оказывают значительное влияние на растительный покров поймы, особенно на древостой. Возможно, что одной из основных причин гибели деревьев является повреждение их водой или льдом во время ледохода.

Материал и методика

Для характеристики древостоя поймы нижнего течения р. Рагуши использованы описания трансект шириной 2 м, заложенные от границы древостоя со стороны русла до коренного берега. Каждая трансекта разбивалась по естественным гра-

ницам рельефа и растительности на несколько площадок площадью от 2 до 20 м^2. Всего было описано 27 площадок на 3 трансектах. На каждой площадке измерялись количество и размеры проростков ольхи, вяза, подроста ольхи и вяза, древостоя. При изучении возобновления мы не различали вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.) и более распространенный в долине вяз шершавый (*U. glabra*), так как доля первого в составе древостоя поймы крайне мала, а всходы этих двух видов зачастую трудноразличимы. Кроме этого, оценивались покрытия видов травяно-кустарничкового яруса, проективное покрытие подстилки, механический состав почвы. Для каждой площадки оценивалась сомкнутость и измерялась освещенность. Одновременно велись измерения освещенности на открытых площадках в русле. Таким образом, световой режим оценивался как процентное отношение освещенности на изучаемой площадке к освещенности открытой площадки. Данные были получены в июле 2000 г. в ходе экспедиции лаборатории ботаники Санкт-Петербургского городского Дворца творчества юных.

Результаты и обсуждения

Изучение процесса возобновления ольхи и вяза в пойме р. Рагуши показало, что средние плотности возобновления (всходов текущего года) этих деревьев существенно различаются. Для вяза эта величина составляет 2.2 ± 0.21 экз./м^2, для ольхи — 0.6 ± 0.09 экз./м^2. Эти различия достоверны при любых уровнях значимости. Таким образом, вязы в пойме р. Рагуши возобновляются значительно интенсивнее, чем ольха. В то же время роль ольхи в формировании подроста и древостоя значительно выше, чем вяза шершавого, и тем более вяза гладкого, который встречается лишь как редкая примесь. Это, по-видимому, свидетельствует о значительно большей смертности вяза, чем ольхи, в первые годы жизни, что, возможно, связано со следующими причинами. Прежде всего, вязу свойственно исключительно семенное возобновление, при котором формируются довольно медленно растущие проростки (средняя высота их к июлю достигает 4.8 ± 0.06 см, среднее из 643 измеренных экземпляров). Такие растения вынуждены выдерживать существенное воздействие со стороны травяно-кустарничкового покрова, а в ближайшую весну могут сильно повреждаться половодьем, и, возможно, испытывать последствия длительного затопления, в том числе затопления почек возобновления.

Из 173 изученных на этих трансектах всходов ольхи все оказались особями порослевого происхождения, не утерявшими связи с корневыми системами деревьев. Средняя высота их в середине июля достигала 7.7 ± 0.22 см. Немногие изученные годовалые особи ольхи порослевого происхождения в пойме р. Рагуши имеют высоту 70—120 см. Таким образом, эти всходы за счет интенсивного роста способны быстро достигать размеров, позволяющих избегать подавления со стороны травостоя и уменьшить разрушительное влияние половодья.

Было изучено влияние следующих внешних факторов, которые были определены как потенциально влияющие на характеристики возобновления: наличие гравия, линз песка, суглинистого материала в составе субстрата, проективное покрытие подстилки, общее проективное покрытие травостоя, сомкнутость древостоя, рассеянная освещенность в процентах от одновременно измеренной рассеянной освещенности на открытой площадке в русле, значения индикационных шкал Элленберга (Ellenberg, 1991). Значения шкал рассчитывались для каждой площадки как средневзвешенные значения для встреченных на площадке видов растений. Как весовые коэффициенты при усреднении использовались относительные покрытия.

Было проведено исследование структуры связей между всеми этими переменными. Отметим, что значительную трудность представляла принципиальная разнокачественность независимых переменных. Так, параметры, описывающие субстрат, представлены качественными (есть/нет) данными, остальные — количественными. Поэтому для оценки существования и величины зависимости между переменными применялись различные коэффициенты: критерий χ^2 и тетрахорический коэффициент Чупрова для качественных данных, корреляционное отношение η^2 и анализ доверительных интервалов для η^2 (Айвазян и др., 1985) для анализа связей количественных переменных с качественными, обычный коэффициент линейной корреляции Пирсона (r) для количественных данных.

Используя обнаруженные существенные взаимозависимости, всю совокупность влияющих переменных можно разделить на следующие группы факторов.

1. Общее проективное покрытие травостоя, индикаторные оценки кислотности и обеспеченности азотом. Появление этой группы признаков может быть связано с тем, что основные доминанты травостоя — *Aegopodium podagraria* L. и *Asarum europaeum* L. — являются нитрофилами, предпочитающими нейтральные и даже слабощелочные почвы. Имеющиеся данные не позволяют с уверенностью судить, определяется ли в данном случае разнообразие растений в действительности химическим составом почвы или же разнообразие оценок кислотности и обеспеченности азотом обязано своим появлением различиям в развитии травостоя и не соответствует истинным свойствам почвы. Поэтому с некоторой осторожностью мы считаем, что эта группа параметров отражает общую развитость снытевого травостоя (независимо от причин ее вызвавших). Количество обследованных трансект недостаточно для количественного изучения связи этих параметров с положением на профиле поймы. На исследованных трансектах площадки с большими значениями этих параметров расположены на выровненной поверхности поймы под сомкнутым пологом вяза и ольхи. Маленькие значения соответствуют паводковым руслам и прибрежным опушкам, а также притеррасным переувлажненным участкам.

2. Характеристики освещенности, наличие в почве песка и гравия, оценки влагообеспеченности и континентальности. Значения последней шкалы мы интерпретируем как контрастность динамики микроклимата (Ястребов, 1991). Эта группа сильно связанных признаков характеризует площадки, расположенные на обследованных трансектах вблизи от русла, а также (в меньшей степени) в паводковых руслах (но не в притеррасной части). Такая совокупность признаков возникает на тех участках, для которых в течение последних лет было характерно перемещение и отложение грубого обломочного материала и песка во время половодий в условиях относительно открытых прибрежных площадок.

3. Сомкнутость древостоя, наличие суглинка в почве, оценка теплообеспеченности. Эти признаки характерны для площадок, находящихся в центральной и притеррасной части поймы.

На следующем этапе анализа каждая из перечисленных групп параметров была заменена одним комплексным фактором, представляющим собой линейную комбинацию входящих в группу параметров. Математически использовалось извлечение первой главной компоненты из корреляционной матрицы для изучаемой группы характеристик (Айвазян и др., 1985).

Исследование влияния полученных комплексных факторов на параметры возобновления вяза и ольхи проводилось с помощью обычной схемы однофакторного дисперсионного анализа (Плохинский, 1961; Ипатов, Кирикова, 1971). При этом группировка по независимой переменной проводилась по разбиению совокупности значений на квартили. Результаты анализа представлены в табл. 1. Можно видеть,

ТАБЛИЦА 1

Связь характеристик возобновления вяза и ольхи с комплексными факторами, отражающими особенности среды

Комплексные факторы	Параметры		Вяз		Ольха	
			Плотность, экз./м^2	Высота, см	Плотность, экз./м^2	Высота, см
Фактор 1 (большое покрытие, богатая азотом нейтральная почва)	Средние для 4 градаций	1	2.2 ± 0.41	5.6 ± 0.17	0.3 ± 0.06	11.7 ± 0.75
		2	4.2 ± 0.65	4.1 ± 0.05	0.2 ± 0.03	8.9 ± 0.5
		3	0.9 ± 0.09	5.2 ± 0.1	0.8 ± 0.08	6.7 ± 0.44
		4	1.6 ± 0.12	5.2 ± 0.12	1.0 ± 0.33	7.2 ± 0.12
	p		$2.9*10^{-8}$	$<10^{-16}$	0.0063	$8.6*10^{-12}$
	η^2		0.13	0.22	0.04	0.28
Фактор 2 (освещенные увлажненные площадки с песком и гравием в грунте)	Средние для 4 градаций	1	1.5 ± 0.1	5.0 ± 0.08	0.08 ± 0.014	10.0 ± 1.31
		2	1.9 ± 0.28	5.4 ± 0.13	0.85 ± 0.1	7.1 ± 0.36
		3	2.1 ± 0.47	4.3 ± 0.15	0.92 ± 0.43	7.6 ± 0.15
		4	4.5 ± 0.93	4.3 ± 0.06	0.86 ± 0.15	8.5 ± 0.56
	p		$8.1*10^{-6}$	$<10^{-16}$	0.0005	0.01
	η^2		0.09	0.11	0.06	0.06
Фактор 3 (затененные площадки со сложившейся суглинистой почвой)	Средние для 4 градаций	1	1.4 ± 0.3	6.8 ± 0.17	0.6 ± 0.12	7.1 ± 0.29
		2	4.2 ± 0.65	4.5 ± 0.09	1.6 ± 0.43	7.3 ± 0.38
		3	0.9 ± 0.09	4.6 ± 0.07	0.16 ± 0.02	8.6 ± 0.64
		4	1.6 ± 0.12	4.7 ± 0.13	0.45 ± 0.09	8.8 ± 0.36
	p		$2.9*10^{-8}$	$<10^{-16}$	$1.2*10^{-6}$	0.002
	η^2		0.13	0.3	0.1	0.05

Примечание. Разбиение по градациям каждого фактора проведено по границам квартильных интервалов, p — уровень значимости для F-критерия, η^2 — прямое корреляционное отношение.

что в ряде случаев наблюдается значительная зависимость параметров возобновления вяза от характеристик среды, что подтверждается высокими значениями η^2 и значениями критерия Фишера для дисперсионного анализа (в таблице приведены уровни значимости p для F-критерия). Для уточнения результатов в сомнительных случаях использовалась методика парных сравнений Шеффе и Тьюки (Шеффе, 1980; Айвазян и др., 1985).

Как показало это исследование, подрост вяза значительно зависит от первого комплексного фактора (большое проективное покрытие травостоя, высокие индикаторные оценки азота), причем плотность подроста достигает максимальных значений при небольших, но не предельно низких значениях этого параметра. При этих же значениях наблюдается наименьшая высота проростков. Достоверность отличия значений плотности и средней высоты проростков именно для этих градаций комплексного фактора от остальных подтверждается и перечисленными критериями для парных сравнений. Можно предположить, что при больших проективных покрытиях негативно сказывается влияние развитого травостоя, одновременно с этим высота проростков увеличивается в результате этиоляции. Наименьшие значения проективных покрытий свойственны преимущественно площадкам, расположенным в глубине профилей, вдали от береговой линии. Такое местоположение площадок может служить препятствием для распространения семян вяза, которые разносятся преимущественно ветром.

Влияние этого же фактора на подрост ольхи выражается преимущественно в том, что с увеличением среднего покрытия и значений других факторов, коррелированных с ним, наблюдается уменьшение высоты всходов. Различия в плотнос-

ти возобновления ольхи незначительны и не подтверждаются тестами для парных сравнений.

Вторая группа коррелированных факторов (освещенность, влажность, наличие в почве линз песка и гравия) оказывает наименьшее влияние на характеристики возобновления деревьев. Значительна только связь высоты проростков вяза с этим параметром. При этом зависимость также носит характер этиоляции — на наиболее затененных участках высота всходов несколько больше.

Третий комплексный фактор оказывает значительное влияние на все исследованные характеристики возобновления, кроме высоты всходов ольхи. Напомним, что наибольшие значения этого фактора характерны для затененных площадок со сложившейся суглинистой почвой. Наиболее благоприятны для развития всходов вяза площадки с малыми значениями этого фактора, расположенные недалеко от русла реки или паводковых русел. В составе субстрата этих площадок мало суглинка, а освещенность относительно велика. Так как потоки ветра в прирусловой части поймы являются основным агентом переноса семян вяза, предполагается, что бóльшая часть всходов оказывается сосредоточенной в опушечной полосе, чем и вызвана описываемая связь.

Влияние этого же комплексного фактора на всходы ольхи существенно слабее. Тем не менее можно отметить несколько бóльшую плотность и одновременно меньшую высоту возобновления ольхи в сравнительно слабо затененных местах, но эти различия не получают подтверждения при использовании парных сравнений.

Результаты исследования связи параметров возобновления с отдельными характеристиками среды представлены в табл. 2. Можно видеть, что практически во всех случаях корреляционные отношения существенно меньше, а уровни значимости для F-критерия несколько больше, чем при использовании комплексных факторов. Исключением служит связь высоты всходов вяза с наличием линз песка, сомкнутостью древостоя и коррелированной с ней освещенностью, а также существенно более значительная связь плотности возобновления вяза с освещенностью. Все это подтверждает гипотезу о том, что наиболее важные различия для возобнов-

ТАБЛИЦА 2

Связь характеристик возобновления вяза и ольхи с особенностями среды

		Вяз		Ольха	
		плотность	высота	плотность	высота
Щебень	P	7×10^{-5}	9×10^{-6}	0.04	0.04
	η^2	0.05	0.05	0.014	0.02
Линзы песка	P	0.40	9×10^{-6}	0.06	7×10^{-4}
	η^2	7×10^{-6}	0.20	0.012	0.06
Суглинок	P	2×10^{-3}	0.95	0.29	0.10
	η^2	0.07	5×10^{-6}	0.004	0.015
Подстилка	P	0.23	0.025	0.99	0.08
	η^2	0.005	0.008	4×10^{-7}	0.018
Группа по сомкнутости	P	10^{-6}	10^{-6}	0.80	0.0014
	η^2	0.13	0.30	0.002	0.13
Группа по освещенности	P	10^{-6}	10^{-6}	0.02	10^{-6}
	η^2	0.76	0.24	0.04	0.39

Примечание. Приведены значения уровня значимости для F-критерия (P) и значения прямого корреляционного отношения η^2, характеризующие силу связи.

ления вяза лежат между геоморфологически молодыми освещенными участками вблизи приречной опушки и геоморфологически более зрелыми участками притеррасной и центральной поймы, где распространение семян вяза маловероятно.

Высота всходов обоих видов деревьев показывает достоверную отрицательную связь с характеристиками освещенности, т. е. явление этиоляции. В большей степени оно свойственно более быстро растущей и более светолюбивой ольхе (Морозов, 1949).

Можно видеть, что характеристики возобновления ольхи значительно меньше связаны с особенностями субстрата. Отмечается только несколько бóльшая скорость роста ольхи на участках, дренированных песчаными линзами. Малую зависимость всходов ольхи от изученных факторов можно связать как с ее порослевым происхождением, так и с наличием у ольхи на корнях азотфиксирующих симбионтов.

Изучение субпопуляции молодых деревьев более чем годовалого возраста показало следующее (в дальнейшем для таких растений мы употребляем слово «подрост», хотя в сущности кроме подроста сюда же включается и более взрослая часть возобновления). Средняя плотность подроста вяза составляет 0.13 ± 0.011 экз./м^2, что почти в 17 раз меньше, чем средняя плотность всходов. Это свидетельствует о чрезвычайно высокой смертности всходов вяза в первые годы жизни. Плотность подроста ольхи составляет 0.46 ± 0.077 экз./м^2, что менее чем в 1.5 раза меньше, чем плотность ее всходов. Таким образом, уже в первые годы жизни пропорции сильно изменяются в пользу ольхи за счет существенно большей смертности всходов вяза. Следует также отметить, что ольха в условиях Рагушской поймы способна быстро (4—7 лет) достигать достаточной высоты и входить в состав нижней части древостоя. Фактически в этом сравнении учтены лишь экземпляры ольхи 2—5-летнего возраста, тогда как вяз достигает высоты древостоя лишь в возрасте более 10 лет.

При анализе взаимосвязей параметров подроста с характеристиками среды выявляется лишь относительно небольшое количество достоверных связей. Прежде всего это достоверно положительная связь высоты ольхового подроста с наличием щебня и линз песка в составе субстрата. Эту связь можно объяснить важной ролью дренажа для развития сероольхового подроста.

Представляют некоторый интерес тенденции, с которыми меняется характер связи параметров возобновления деревьев с параметрами среды при выходе их в подрост. Эти тенденции отражены в табл. 3. Следует отметить, что подрост ольхи с возрастом продолжает оставаться менее зависимым от факторов внешней среды, чем подрост вяза. В то же время сохраняется ряд существенных зависимостей, которые наблюдались уже для возобновления ольхи. Это, например, связь высоты с наличием в профиле субстрата песчаных линз. При этом у подроста ольхи с этим фактором связана также и плотность субпопуляции (для возобновления такая связь была не характерна). Такие изменения могут свидетельствовать о том, что смертность всходов ольхи зависит от условий дренажа и несколько повышена на слабо дренированных почвах. Сходным образом меняется и отношение характеристик возобновления ольхи к сомкнутости древостоя и освещенности. Заметно влияние этиоляции на всходы, что выражается в большей их высоте. Подрост, по-видимому, подавляется на более освещенных местах обильно развивающимся травостоем или кустарниками. Поэтому его плотность на таких площадках несколько падает. В целом можно сказать, что если появление и развитие всходов ольхи в первый вегетационный сезон почти не связано с варьированием внешних факторов, то на характере дальнейшего роста эти факторы начинают сказываться, хоть и не слишком сильно, уже в следующие годы.

Для возобновления вяза, напротив, свойственны достаточно сильные изменения характера связей со средой в течение первых лет жизни. Это, а также отмечен-

ТАБЛИЦА 3

Изменения взаимосвязей между параметрами возобновления деревьев и характеристиками среды при переходе от всходов к подросту

	Вяз		Ольха	
	плотность	высота	плотность	высота
Щебень	+ → 0	− → +	0	0 → +
Линзы песка	0 → +	+	0 → +	+
Суглинок	− → 0	0 → +	0	0 → +
Подстилка	0 → −	0 → −	0	0
Сомкнутость	−	± → 0	0 → +	+
Освещенность	+ → −	− → 0	0 → −	−

Примечание. «+» — достоверная положительная связь, «0» — достоверная связь отсутствует или не доказана, «−» — достоверная отрицательная связь, «±» — достоверная связь с единственным локальным максимумом при средних значениях переменной. Стрелка означает тенденцию изменения связи с переходом от всходов к подросту.

ная выше большая смертность его возобновления, говорит о том, что распространение вяза в сущности происходит преимущественно на участках, малопригодных для его дальнейшего развития. Характеристики вязового подроста, как и возобновления, достаточно сильно связаны с факторами, определяющими дренированность почв. В то же время отношение подроста к сомкнутости и освещенности оказывается индифферентным в диапазоне условий, характерных для пойменных лесов. Зависимость подроста вяза от наличия в почве суглинка становится более выраженно положительной. Это свидетельствует о значительной требовательности его к плодородию почв.

Заключение

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что доминирующие виды древостоя поймы р. Рагуши — ольха серая и вяз шершавый — существенно различаются по биологии возобновления. Возобновление вяза происходит путем самосева, причем всходы появляются в значительных количествах на опушечных и открытых участках поймы, не оптимальных для дальнейшего развития подроста. В дальнейшем всходы развиваются медленно и очень многие из них гибнут. Ольха, напротив, возобновляется преимущественно порослевым путем как на опушках, так и в облесенной части поймы. В дальнейшем ее всходы развиваются очень быстро, смертность их невелика. В результате этого, в верхних ярусах древостоя ольха, безусловно, доминирует в количественном отношении. Смертность проростков у обоих видов, по-видимому, является зависимой от факторов внешней среды, прежде всего от тех, которые зависят от влияния древостоя (сомкнутость, освещенность), и от тех, которые связаны с геоморфологической историей участка (состав субстрата).

Благодарности

Автор пользуется возможностью выразить благодарность участникам экспедиции, принимавшим участие в сборе материала, особенно А. Климовичу и Г. Чипиге, а также профессору В. С. Ипатову, уделившему много внимания статье в процессе обсуждения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айвазян С. А., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д. Исследование зависимостей. М., 1985. 487 с.

Еремеева Е. Ю., Ефимов П. Г., Иваненко Ю. А., Румянцева Е. Е., Черепанов И. В. Редкие и охраняемые виды растений памятника природы «река Рагуша» и прилегающих территорий (Ленинградская обл.) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 125—133.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. 1971. Т. 62. № 10. С. 1441—1445.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.; Л., 1949. 455 с.

Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.

Шеффе Г. Дисперсионный анализ. М., 1980. 504 с.

Ястребов А. Б. Методы изучения мозаичности растительного покрова с помощью ЭВМ. Л., 1991. 161 с.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefaßpflanzen (ohne Rubus) — Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica XVIII. Göttingen, 1991. P. 9—166.

SUMMARY

The forest canopy in flood-plains of the Ragusha River (North-Western Russia, Leningrad Region) consists mainly of *Alnus incana* and *Ulmus glabra*. The two species show significant differences in their regeneration strategies. The species differ in the density of seedlings and juvenile trees, as weel as in juvenile mortality. A relation between habitat characteristics and plant regeneration parameters changes with the age of trees. The trends of the changes also differ for the studied tree species.

УДК 581.1 : 582.47 — Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 11

© С. В. Загирова

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ ЕЛОВОГО ФИТОЦЕНОЗА

S. V. ZAGIROVA. STRUCTURE AND FUNCTION OF PHOTOSYNTHETIC SYSTEM OF CONIFERS IN SPRUCE PHYTOCENOSIS

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: zagirova@ib.komisc.ru

Поступила 26.01.2004
Окончательный вариант получен 31.03.2004

Рассматриваются структура листового аппарата, фотосинтез, темновое дыхание у 5 видов хвойных растений (*Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Juniperus communis*), произрастающих в еловом древостое средней тайги. Выявлена тесная связь светолюбия и/или теневыносливости вида с размерами и формой клеток мезофилла, парциальным объемом межклеточников и цитоплазмы, числом и размерами хлоропластов и митохондрий, суммой тилакоидов в пластидах. По структурным параметрам ассимиляционного аппарата *Juniperus communis* имеет сходство со светолюбивыми видами, но отличается от них низкой скоростью видимого фотосинтеза, повышенным дыханием и высоким содержанием пигментов в хвое. Предполагается, что несоответствие структуры хвои можжевельника ее функциональным показателям связано с изменением физиологических процессов в условиях неблагоприятного светового режима под пологом леса.

Ключевые слова: еловый фитоценоз, хвойные, фотосинтетический аппарат, структура, функция.

Идея о соответствии структуры и функции живых организмов (Haberlandt, 1924) была реализована в исследованиях многих ботаников и физиологов растений прошлого столетия. Обобщение материалов по разнообразию фотосинтетических и транспортных структур растений, полученных за последние 100 лет, привело к мысли о таксономической специфичности структур и экологической зависи-

мости их функциональной реализации в онтогенезе (Гамалей, 1999). Этим можно объяснить встречающиеся в природе несоответствия экологической изменчивости структурных и функциональных параметров растений. Особенности морфо-анатомического строения листового аппарата у хвойных растений подробно описаны (Napp-Zinn, 1966; Нестерович и др., 1986). Немногочисленными остаются публикации, посвященные изучению взаимосвязи фотосинтеза со структурой листового аппарата у отдельных видов хвойных (Малкина и др., 1983; Ладанова, Тужилкина, 1992; Рост..., 1993). Цель нашей работы состояла в выявлении особенностей структурной и функциональной организации мезофилла листа у 5 видов хвойных растений, произрастающих в еловом фитоценозе средней тайги.

Материал и методика

Исследования проводили в 1999—2001 гг. на Ляльском лесоэкологическом стационаре Института биологии, расположенном в подзоне средней тайги Республики Коми (62°17′ с. ш., 50°40′ в. д.). В еловом древостое черничного типа верхний ярус древостоя образован *Picea obovata* L., *Pinus sylvestris* L., *Abies sibirica* Ledeb. Средний возраст хвойных деревьев — 100 лет, средняя их высота — 21 м. В подлеске встречается *Juniperus communis* L. в виде одиночных кустов высотой до 1.5 м. В данном типе древостоя к средней части крон деревьев поступает около 40, а под полог — 10 % среднесуточной суммарной радиации (Кузин, 2001). Для более полного сравнительного анализа структуры листового аппарата хвойных растений среднетаежной зоны исследовали также хвою 30-летних деревьев *Larix sibirica* L., произрастающих на опушке елового древостоя в районе стационара.

Фиксацию объектов для световой микроскопии проводили во второй половине июля. С этой целью хвою двулетних побегов отбирали в средней части кроны двух деревьев каждого вида и фиксировали в 70 %-м растворе этилового спирта. Поперечные срезы хвои готовили на вибрационном микротоме (Скупченко, 1979) и окрашивали метиловым зеленым пиронином. Просмотр и количественный анализ срезов в 20 повторностях проводили на световом микроскопе с использованием экрана-насадки с нанесенной точечной сеткой с известным пошаговым расстоянием. Парциальные объемы тканей на поперечных срезах хвои определяли как отношение площади сечения ткани к общей площади поперечного среза хвои, выраженное в процентах. Одновременно фиксировали образцы для электронно-микроскопических исследований. Для этого фрагменты двулетней хвои размером не более 1 мм^3 фиксировали в 2.5 %-м растворе глутарового альдегида с добавлением танина, постфиксацию проводили в 1 %-м растворе осмиевой кислоты. После проводки в серии этилового спирта и ацетона образцы заключали в эпон. Срезы готовили на ультрамикротоме и просматривали в электронном микроскопе «Tesla-500» (Чехословакия). Морфометрию объектов и расчет парциальных объемов клеточных компонентов проводили по методике (Скупченко, 1990).

Содержание пигментов определяли с помощью спектрофотометра СФ-16 («Ломо», Россия) по методике (Лимарь, Сахарова, 1973). Ацетоновые вытяжки из свежесрезанных образцов готовили в 3 повторностях (Сапожников и др., 1978). Каждая повторность включала смешанную пробу с двух деревьев.

CO_2-газообмен (видимый фотосинтез и темновое дыхание) хвои на срезанных двулетних побегах экспериментальных деревьев измеряли с помощью инфракрасного газоанализатора «Infralyt 4» («Junkalor Dessau», Германия), подключенного по дифференциальной схеме. Прибор калибровали газами с известной концентра-

цией CO_2. Использовали термостатируемую камеру, изготовленную из оргстекла. Камеру освещали лампой типа ДРЛ (Россия) мощностью 1000 вт. Температуру в рабочей камере регистрировали с помощью термометра ТЭТ-Ц11 (Литва). Побеги срезали за 30—40 мин до измерений и помещали в воду. Объект экспонировали с максимальной интенсивностью радиации при 12—15 °C до установления постоянной скорости фотосинтеза. Затем его затемняли и через 10—15 мин после перемены условий при той же температуре измеряли скорость темнового дыхания.

В таблицах и на рисунках представлены среднеарифметические значения и их стандартные отклонения.

Результаты

У рассмотренных нами видов хвойных растений листовой аппарат заметно различался по размерам, массе и числу устьиц на единицу длины хвои (табл. 1). Наиболее крупная хвоя отмечена у сосны, а наиболее мелкая — у можжевельника. Устьичные ряды у сосны, ели и лиственницы представлены по всей поверхности хвоинок. У пихты они формируются только на нижней, а у можжевельника — только на верхней эпидерме. Наиболее многочисленные устьица в пересчете на 1 см длины имеет хвоя сосны. Отличительной особенностью устьиц можжевельника и сосны является наличие обрамляющего валика.

Хвоя изученных нами видов растений различалась формой и размером поперечных срезов, объемом основных тканей. В хвое ели наиболее высокий показатель характерен для абсолютной площади сечения мезофилла. В хвое сосны по сравнению с другими видами более развиты проводящий цилиндр и смолоносные каналы. Выявлены различия в значениях парциальных объемов основных тканей у изученных хвойных растений (табл. 2). Ель отличалась высокой объемной долей мезофилла в

ТАБЛИЦА 1

Морфометрические параметры хвои

Объекты	Длина, мм	Ширина, мм	Толщина, мм	Масса сухая 1 шт., мг	Число устьиц на 1 см длины, шт.
Лиственница	32 ± 4	0.7 ± 0.02	0.4 ± 0.01	2.0 ± 0.2	730 ± 102
Можжевельник	14 ± 1	1.4 ± 0.01	0.4 ± 0.02	3.0 ± 0.4	1080 ± 71
Сосна	48 ± 5	1.5 ± 0.06	0.7 ± 0.02	25.8 ± 5.9	3250 ± 569
Ель	14 ± 1	1.3 ± 0.04	1.3 ± 0.02	5.5 ± 1.5	967 ± 167
Пихта	21 ± 1	1.3 ± 0.07	0.6 ± 0.03	5.5 ± 0.8	1195 ± 93

ТАБЛИЦА 2

Парциальные объемы основных тканей в хвое

Объекты	Площадь поперечного среза хвои, $мм^2$	Парциальный объем, %			
		эпидерма + гиподерма	проводящий цилиндр	мезофилл	смоляные каналы
Лиственница	0.24 ± 0.02	25.5 ± 2.5	10.4 ± 1.1	62.0 ± 3.2	2.2 ± 0.9
Можжевельник	0.44 ± 0.05	28.2 ± 1.1	7.6 ± 0.8	60.1 ± 2.6	4.1 ± 1.0
Сосна	0.84 ± 0.05	18.3 ± 0.5	30.1 ± 0.6	41.8 ± 1.9	9.8 ± 0.5
Ель	1.03 ± 0.03	16.9 ± 1.4	10.8 ± 0.6	71.5 ± 2.5	0.9 ± 0.1
Пихта	0.52 ± 0.08	15.4 ± 1.1	11.5 ± 0.6	69.2 ± 2.0	4.7 ± 0.6

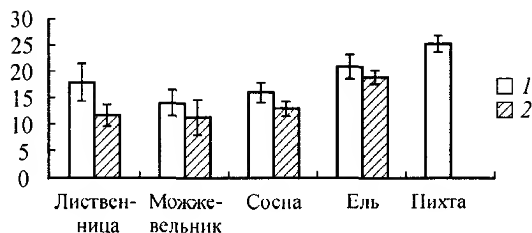


Рис. 1. Толщина эпидермы (*1*) и гиподермы (*2*) на поперечном срезе хвои.
По оси ординат — толщина слоев, мкм.

хвое. У лиственницы и можжевельника хвоя имела повышенную долю покровных тканей. Самый высокий парциальный объем проводящего цилиндра и смоляных каналов и самый низкий парциальный объем мезофилла отмечены в хвое сосны. Толщина эпидермы у изученных видов имела близкие значения, за исключением пихты. Гиподерма была наиболее развита в хвое ели (рис. 1). У пихты она отсутствовала, а у лиственницы была представлена под эпидермой лишь в центральной зоне хвои.

Клетки мезофилла характеризовались разнообразием формы и размеров (рис. 2). У всех изученных нами видов под покровными тканями формируются, как правило, более мелкие клетки мезофилла, которые располагаются плотно в один ряд.

Рис. 2. Форма клеток мезофилла.
а — лиственница, *б* — можжевельник, *в* — сосна, *г* — ель, *д* — пихта. *I* — клетки, примыкающие к покровным тканям, *II* — клетки внутренних слоев мезофилла. Масштабная линейка — 25 мкм.

ТАБЛИЦА 3

Количественные параметры мезофилла хвои

Объекты	Парциальный объем, %		
	межклетники	клеточные оболочки	протоплазма
Лиственница	48.7 ± 4.2	4.4 ± 1.7	46.9 ± 4.18
Можжевельник	32.7 ± 4.2	11.9 ± 1.4	55.5 ± 4.53
Сосна	28.6 ± 2.8	8.6 ± 1.1	62.7 ± 2.2
Ель	20.6 ± 3.7	10.0 ± 1.7	69.5 ± 5.6
Пихта	19.6 ± 3.3	10.5 ± 1.5	70.0 ± 6.1

У можжевельника, ели и пихты они овальные, слегка вытянутые, а у лиственницы и сосны имеют неправильную форму. В центральной части хвои мезофильные клетки крупнее, чем в наружных слоях, и расположены рыхло. Клеточные оболочки мезофилла у сосны имели ярко выраженную складчатость. В меньшей степени складчатость выражена у клеток лиственницы и можжевельника. Клеточные оболочки мезофилла ели волнистые. Правильной овальной формы мезофильные клетки отмечены в хвое пихты.

Заметные различия у изученных видов хвойных растений выявлены нами в величине парциальных объемов структурных компонентов мезофилла. На ультратонких срезах наиболее высокий объем межклетников и наиболее низкий объем протоплазмы отмечен в мезофилле лиственницы и можжевельника (табл. 3). У этих же видов в клетках мезофилла содержится больше хлоропластов и митохондрий, хотя по своим размерам эти органеллы мельче, чем у сосны, ели и пихты (рис. 3, 4). Хлоропласты в мезофилле лиственницы и можжевельника содержат меньше тилакоидов, однако в пересчете на 1 мкм^2 среза они в 1.5—2 раза более насыщены ламеллярными структурами, чем хлоропласты у пихты (табл. 4). Самое высокое число пластоглобул отмечено в пластидах у пихты, а самое низкое — у лиственницы. У хвойных, произрастающих в условиях елового фитоценоза, наиболее высокий

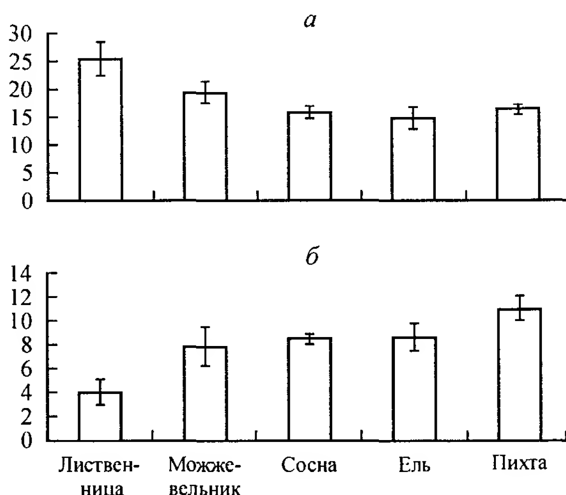


Рис. 3. Число (*а*) и размеры (*б*) хлоропластов в клетках мезофилла.

По осям ординат: *а* — число хлоропластов на срез клетки, *б* — площадь сечения хлоропласта, мкм^2.

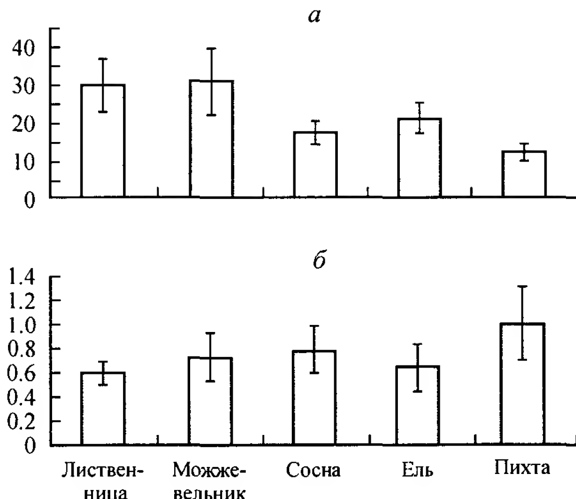


Рис. 4. Число (*а*) и размеры (*б*) митохондрий в клетках мезофилла.
По осям ординат: *а* — число митохондрий на срез клетки, *б* — диаметр митохондрий, мкм.

парциальный объем пластид и митохондрий выявлен в клетках мезофилла можжевельника и пихты (табл. 5). В целом у рассмотренных нами видов прослеживается достаточно тесная линейная связь между парциальными объемами митохондрий и пластид в протоплазме (r = 0.9).

Из 5 исследованных нами видов у можжевельника хвоя оказалась наиболее насыщенной зелеными пигментами, что обычно характерно для теневыносливых растений (табл. 4). При этом скорость видимого фотосинтеза у данного вида была ниже, а скорость темнового дыхания выше, чем у ели и сосны (рис. 5). В результате отношение затрат на дыхание к фотосинтезу в хвое можжевельника оказалось почти в 2 раза выше по сравнению с другими видами.

ТАБЛИЦА 4

Количественные параметры хлоропластов в мезофилле хвои

Показатели	Лиственница	Можжевельник	Сосна	Ель	Пихта
Площадь среза хлоропласта без крахмальной гранулы, мкм	4.0 ± 1.0	7.7 ± 1.6	8.3 ± 0.4	8.5 ± 1.1	10.8 ± 1.3
Число гран на срез хлоропласта	22 ± 5	20 ± 2	25 ± 3	22 ± 5	26 ± 3
Число тилакоидов в гране	5 ± 2	7 ± 2	6 ± 1	7 ± 2	6 ± 1
Среднее число тилакоидов гран на срез хлоропласта	110	140	130	154	156
Среднее число тилакоидов гран на 1 мкм^2 среза хлоропласта	28	18	16	18	14
Число пластоглобул на срез хлоропласта	6 ± 2	15 ± 3	29 ± 6	19 ± 8	32 ± 9
Содержание хлорофилла $a + b$, мг/г сырой массы	0.70 ± 0.03	1.49 ± 0.02	0.54 ± 0.01	0.60 ± 0.02	0.73 ± 0.03

ТАБЛИЦА 5

Парциальный объем хлоропластов и митохондрий в цитоплазме клеток мезофилла хвои, %

Объекты	Хлоропласты	Митохондрии
Лиственница	20.0	1.6
Можжевельник	23.8	1.9
Сосна	19.1	1.2
Ель	16.3	0.9
Пихта	22.6	1.7

Обсуждение

Из всех экологических факторов свет является ведущим для нормального развития и функционирования фотосинтетического аппарата. Проблеме структурной адаптации листового аппарата травянистых и древесных листопадных растений к условиям освещенности посвящено много публикаций. Т. К. Горышиной (1989) было показано, что гелиоморфные растения характеризуются небольшой листовой поверхностью, утолщенной листовой пластинкой, мелкими клетками мезофилла и хлоропластов, низким содержанием хлорофилла в листе и хлоропластах. Различия в морфо-анатомической структуре листьев у светолюбивых и теневыносливых растений, по мнению Ю. Л. Цельникер (1978), обусловлены прежде всего действием света на активность деления клеток. В ряде публикаций отмечается тесная взаимосвязь структурных параметров и физиологических процессов листа у растений, произрастающих при разной интенсивности света. Было показано, что с проводимостью мезофилла для CO_2 коррелирует суммарная поверхность клеток мезофилла и хлоропластов в расчете на единицу поверхности листа (Nobel, 1977; Мокроносов, 1978). У растений с дорсовентральным типом мезофилла в условиях затенения возрастает доля губчатой паренхимы (Иванова, Пьянков, 2002). При этом авторы считают, что структурная компонента проводимости для CO_2 листа определяется тре-

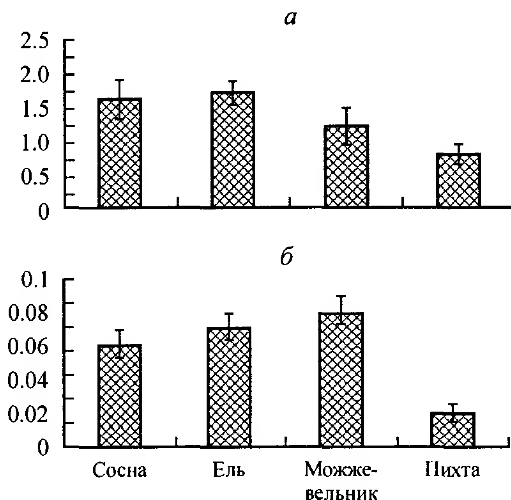


Рис. 5. Скорость видимого фотосинтеза (*а*) и темнового дыхания (*б*) хвои.

По осям ординат: *а* — поглощение CO_2, мг $\cdot$ г$^{-1}$ $\cdot$ ч$^{-1}$; *б* — выделение CO_2, мг $\cdot$ г$^{-1}$ $\cdot$ ч$^{-1}$.

мя параметрами — количеством клеток мезофилла на единицу площади листа, их размером и коэффициентом формы.

Изученные нами виды хвойных растений елового фитоценоза различаются по требовательности к свету и распределяются в следующем порядке в соответствии со снижением их светолюбия и/или усилением теневыносливости: лиственница сибирская > сосна обыкновенная > ель сибирская > пихта сибирская (Мелехов, 1980). Положение можжевельника обыкновенного в данном ряду не указано, вероятно, по той причине, что он не относится к основным лесообразующим породам на территории России. Ряд авторов характеризует этот вид как светолюбивый с широким экологическим диапазоном (Славкина, Хамадиева, 1979; Кожевникова, 1987).

По анатомическому строению хвои и параметрам ультраструктуры мезофилла можжевельник имеет большое сходство в лиственницей, т. е. является светолюбивым видом. Прослеживается достаточно тесная функциональная связь между степенью светолюбия рассмотренных нами 5 видов хвойных растений елового фитоценоза и некоторыми структурными показателями их ассимиляционного аппарата: чем более требователен вид к свету, тем выше парциальный объем покровных тканей и меньше размеры клеток мезофилла. Складчатая структура клеточных оболочек мезофилла в наибольшей степени выражена у сосны и лиственницы, что, вероятно, увеличивает площадь соприкосновения цитоплазмы с межклеточным пространством и обеспечивает более высокую скорость диффузии углекислого газа к центрам карбоксилирования в листьях светолюбивых видов. В этом случае высокий парциальный объем межклетников в мезофилле способствует активному газообмену между атмосферой и ассимилирующими клетками. С усилением светолюбия вида возрастает число хлоропластов и митохондрий в клетках мезофилла хвои, хотя по размерам они мельче, чем у теневыносливых растений. При этом снижается общее число тилакоидов и пластоглобул в хлоропластах.

Прослеживается большое сходство структурных параметров ассимиляционного аппарата рассмотренных нами видов хвойных и покрытосеменных растений, характеризующихся разной требовательностью к свету (табл. 6). Исключение составляют такие признаки, как толщина хвои и покровных тканей, которые не зависят от светолюбия или теневыносливости вида.

Ранее нами была описана тесная связь между параметрами ультраструктуры и CO_2-газообмена ассимиляционного аппарата у некоторых лесообразующих видов хвойных растений, произрастающих в условиях подзоны средней тайги (Загирова, 2001, 2003). В частности, сезонная динамика скорости фотосинтеза двулетней хвои функционально связана с суммой тилакоидов в хлоропластах, а скорость темнового дыхания — с числом митохондрий в клетках мезофилла. Светолюбивая сосна характеризовалась более высокими показателями фотосинтеза и дыхания и содержала меньше пигментов, чем теневыносливая пихта. При этом парциальные объемы хлоропластов и митохондрий в клетках мезофилла пихты были выше, чем у сосны.

Низкое содержание зеленых пигментов является отличительным признаком гелиоморфных растений (Горышина, 1989). В то же время известно, что увеличение содержания хлорофилла в затененных листьях древесных растений не сопровождается увеличением числа реакционных центров, а приводит к увеличению размеров светособирающих комплексов (Рост..., 1993). Вероятно, по этой причине у можжевельника, несмотря на повышенное содержание пигментов и насыщенность хлоропластов мезофилла тилакоидами, мы не наблюдали увеличения скорости фотосинтеза.

ТАБЛИЦА 6

Структурные признаки листа гелиоморфных растений

Признаки	Покрытосеменные	Авторы	Хвойные (наши данные)
Утолщение листовой пластинки	+	Цельникер, 1978 Горышина, 1989	—
Утолщение покровных тканей	+	Цельникер, 1978 Горышина, 1989	—
Увеличение парциального объема покровных тканей	Нет данных		+
Мелкие клетки мезофилла	+	Цельникер, 1978 Горышина, 1989	+
Повышение парциального объема межклетников в мезофилле	Нет данных		+
Снижение парциального объема протоплазмы в мезофилле	» »		+
Многочисленные хлоропласты в клетках мезофилла	+	Цельникер, 1978 Горышина, 1989	+
Мелкие хлоропласты в клетках мезофилла	+	Цельникер, 1978 Горышина, 1989	+
Низкое число ламеллярных структур в хлоропласте	+	Lichtenthaller, Mier, 1984	+
Низкое число пластоглобул в хлоропласте	—	То же	+
Многочисленные митохондрии в клетках мезофилла	Нет данных		+
Мелкие митохондрии в клетках мезофилла	» »		+

Примечание. «+» — признак проявляется, «—» — признак не проявляется.

У видов с низкой интенсивностью фотосинтеза обычно наблюдается низкая дыхательная способность (Тooминг, 1977). В случае с можжевельником высокая дыхательная способность его хвои и высокий парциальный объем митохондрий в клетках его мезофилла, вероятно, является результатом модификационного изменения дыхания в условиях неблагоприятного светового режима под пологом елового древостоя. Фенотипическое повышение дыхания в крайних точках обитания отмечено у ряда таксономических групп растений, которым высокая дыхательная способность генетически не свойственна (Семихатова, 2002). При этом возрастание числа и парциального объема митохондрий в клетках мезофилла листа в неблагоприятных условиях рассматривается некоторыми авторами как явление общебиологическое (Мирославов и др., 1999). Если использовать величину парциального объема митохондрий в клетках мезофилла в качестве показателя жизненного состояния изученных нами видов хвойных растений, то условия елового фитоценоза наиболее благоприятны для роста ели и сосны и менее благоприятны для можжевельника и пихты. В этом случае сопряженность парциальных объемов пластид и митохондрий в протоплазме клеток мезофилла хвойных растений является проявлением высокой структурной и энергетической связи между этими органеллами.

Выводы

1. Мезофилл светолюбивых видов хвойных характеризуется мелкими размерами клеток, повышенным парциальным объемом межклеточников, высоким числом хлоропластов и митохондрий, мелкими их размерами, высоким числом тилакоидов и низким числом пластоглобул на единицу площади среза хлоропласта.

2. В условиях неблагоприятного светового режима у хвойных растений елового фитоценоза происходят изменения в параметрах CO_2-газообмена, что приводит к нарушению сопряженности структурных характеристик листового аппарата данного вида с его физиологическими показателями.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-48162) и частично программы фундаментальных исследований президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России» за 2004 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гамалей Ю. В. Таксономическая и экологическая специфичность структур и функций растений // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 1—7.

Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л., 1989. 204 с.

Загирова С. В Структура и CO_2-газообмен хвои *Pinus sylvestris* и *Abies sibirica* // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 1. С. 30—36.

Загирова С. В. CO_2-газообмен и структура мезофилла в двулетней хвое *Abies sibirica* Ledeb. // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 1. С. 48—50.

Иванова Л. А., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. 2002. Т. 49. № 3. С. 467—480.

Кожевникова З. В. Можжевельники Советского Дальнего Востока (таксономический состав, географическое распространение, введение в культуру, охрана): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1987. 23 с.

Кузин С. Н. Микроклиматическая характеристика хвойно-лиственного насаждения // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. М., 2001. С. 73—90.

Ладанова Н. В., Тужилкина В. В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар, 1992. 100 с.

Лимарь Р. С., Сахарова О. В. Быстрый спектрофотометрический метод определения пигментов листьев (по Нимбу) // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л., 1973. Вып. 2. С. 260—265.

Малкина И. С., Ковалев А. Г., Костенко Г. И. Фотосинтез и анатомическое строение хвои сосны обыкновенной в онтогенезе // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1983. С. 22—27.

Мелехов И. С. Лесоведение. М., 1980. 408 с.

Мирославов Е. А., Вознесенская Е. В., Бубло Л. С. Ультраструктурные основы адаптации растений к условиям Крайнего Севера // Проблемы фундаментальной экологии. Т. 1. Экология в России на рубеже XXI в. (наземные экосистемы). М.: Наука, 1999. С. 236—251.

Мокроносов А. Т. Мезоструктура и функциональная активность // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата / Под ред. А. Т. Мокроносова. Свердловск, 1978. С. 5—15.

Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф., Лучков А. И. Структурные особенности листьев хвойных. Минск: Наука и техника, 1986. 143 с.

Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев / Под ред. Ю. Л. Цельникер, А. И. Уткина. М., 1993. 256 с.

Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. и др. Методы фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1586—1592.

Семихатова О. А. О таксономических величинах интенсивности темнового дыхания листьев растений // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 29—34.

Скупченко В. Б. Вибрационная микротомия мягких тканей. Сыктывкар, 1979. 56 с. (Новые научные методики / Коми фил. АН СССР; Вып. 2).

Скупченко В. Б. Морфометрия на экране электронного микроскопа // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1463—1467.

Славкина Т. И., Хамадиева Ф. Х. Сезонный ритм роста и развития можжевельников // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, 1979. С. 56—60.

Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. М., 1977. 200 с.

Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., 1978. 211 с.

Haberlandt G. Physiologishe Phlanzenanatomie. Leipzig, 1924. 671 S.

Lichtenthaler H. R., Meier D. Regulation of chloroplast photomorphogenesis by light intensity and light quality // Chloroplast biogenesis. London: Cambidge univ. press. 1984. P. 261—281.

Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. Blattanatomie der Gymnospermen. Handbuch der Plantzenanatomie. Berlin, 1966. 668 S.

Nobel P. S. Internal leaf area and cellular CO_2 resistens: photosynthetic implications of variations with grow conditions and plant species // Physiol. Plant. 1977. Vol. 40. P. 137—144.

SUMMARY

Needle structure, photosynthesis and transpiration of *Larix sibirica* L., *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* L., *Abies sibirica* Ledeb., *Juniperus communis* L. in conditions of the middle taiga were studied. In the needles of light-requiring species the mesophyll cells were smaller, but volume of intercellular space in the mesophyll was higher. These species have more numerous, but smaller chloroplasts and mitochondria. Differences in the number of thylakoids and plastoglobules in chloroplasts were established between light-requiring and shade-tolerant species. According to the needle structure, *J. communis* is similar to light-requiring species, but differs in low net-photosynthesis and high respiration. It was presumed, that discrepancy between the structure of mesophyll cells and functional parameters in *J. communis* needle was connected with modification changes of physiological processes under adverse light regime.

УДК 581.33 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 11

© В. Ф. Тарасевич

О РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЯХ МЕЖДУ *BYBLIS* (*BYBLIDACEAE*) И *RORIDULA* (*RORIDULACEAE*) ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

V. F. TARASEVICH. RELATIONSHIPS BETWEEN *BYBLIS* (*BYBLIDACEAE*) AND *RORIDULA* (*RORIDULACEAE*) WITH REFERENCE TO PALYNOLOGICAL DATA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 24.03.2004
Окончательный вариант получен 13.05.2004

Для уточнения родственных связей *Byblis* и *Roridula* была изучена их пыльца с использованием светового (СМ) и электронных сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного (ТЭМ) микроскопов. Сравнительно-морфологическое изучение пыльцевых зерен этих родов показало, что между ними нет сходства. Комплекс морфологических признаков, по которому роды отличаются, включает строение апертур, характер скульптуры экзины и структуру ее слоев. По строению апертур пыльцевые зерна *Byblis* и *Roridula* принадлежат к разным типам: 3-бороздному — *Byblis*, 3-поровому — *R. gorgonias* и 3-бороздно-оровому — *R. dentata*. Скульптура экзины пыльцевых зерен у *Byblis* морщинистая, переходящая в звездчатую и бугорчатую, а у *Roridula* — бугорчатая. Весьма существенные различия меж-

ду этими родами наблюдаются при изучении ультратонкого строения экзины и, в частности эндэкзины. У *Byblis* эндэкзина представлена одной непрерывной ламеллой, а у *Roridula* она многоламеллятная, иногда прерывистая, с включениями гранулярного материала.

Детальное изучение морфологии пыльцы *Byblis* и *Roridula* позволяет обсудить родственные связи с сем. *Droseraceae*, в которое ранее они включались (Bentham, Hooker, 1865). В отличие от *Byblis* и *Roridula*, тетрады которых распадаются при созревании и из пыльника высыпаются пыльцевые зерна—монады, в сем. *Droseraceae* тетрады не распадаются в зрелом возрасте. В тетрадах пыльцевые зерна сплющенные или часто грибовидные с шиповатой скульптурой. Эти особенности пыльцы свидетельствуют о правильности исключения родов *Roridula* и *Byblis* из сем. *Droseraceae*.

Морфологические признаки пыльцевых зерен *Roridula* также позволяют сделать некоторые выводы относительно статуса видов, принадлежащих роду *Roridula* – *R. dentata* и *R. gorgonias*. Выявленные особенности пыльцы исследованных видов свидетельствуют о том, что они произошли от общего предка, но давно разошлись в развитии и претерпели значительную эволюцию как в отношении апертур, так и скульптуры экзины. Различия между ними по пыльце столь существенны, что с палинологической точки зрения оба вида целесообразно рассматривать в составе двух самостоятельных родов сем. *Roridulaceae*, оставив в роде *Roridula* только *R. dentata* и выделив в новый род вид *R. gorgonias*.

Помещение в системе цветковых растений сем. *Byblidaceae* рядом с сем. *Pittosporaceae* подтверждается палинологическими данными. По признакам пыльцы сем. *Pittosporaceae* является более эволюционно продвинутым, чем сем. *Byblidaceae*.

Ключевые слова: пыльца, экзина, ультраструктура, эволюция, филогения, *Roridula*, *Byblis*.

В литературе существуют различные мнения относительно родства *Roridula* и *Byblis* и положения их в системе цветковых растений. В ранних работах *Byblis* вместе с *Roridula* включались в сем. *Droseraceae* из-за сходства в железистом опушении растений (Bentham, Hooker, 1865). Однако некоторые авторы отмечали неестественность положения *Byblis* в этом семействе и указывали на сходство в структуре цветка между *Byblis* и *Cheiranthera* из сем. *Pittosporaceae* (Planchon, 1848; Diels, 1930a). Надо заметить, что в качестве аргументов в пользу исключения рода *Byblis* из сем. *Droseraceae* приводились различия в структуре пыльцевых зерен этих таксонов. K. Domin (1922) был первым, кто выделил *Byblis* в сем. *Byblidaceae*, связанное, по его мнению, с семейством *Pittosporaceae*. Эту точку зрения разделяет и ряд других авторов (Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1981; Dalhgren, van Wyk, 1988; Thorne, 1992; Takhtajan, 1997), хотя объем семейства понимается ими по-разному.

Другой рассматриваемый в этой статье род *Roridula*, как и *Byblis*, входящий в сем. *Droseraceae*, был исключен из него R. Marloth (1925) и помещен в монотипное сем. *Roridulaceae*, признанное многими ботаниками (Diels, 1930b; Wettstein, 1935; Erdtman, 1952; Тахтаджян, 1966, 1987; Thorne, 1992; Takhtajan, 1997). Правильность установления сем. *Roridulaceae* была подтверждена цитотаксономическими исследованиями (Kress, 1970), морфологическими, анатомическими и эмбриологическими для *Roridula gorgonias* Planch. (Vani-Hardev, 1972), а также анатомическими исследованиями древесин (Carlquist, 1976b). Однако не все ботаники принимают сем. *Roridulaceae*. Так, J. Hutchinson (1969) и A. Cronquist (1981) рассматривают роды *Roridula* и *Byblis* в составе сем. *Byblidaceae*.

В книге А. Л. Тахтаджяна (1987) сем. *Byblidaceae* получило новый статус. Подобно T. Nakai (1943) он поместил его в отдельный порядок *Byblidales*, который расположил рядом с порядком *Pittosporales*, тем самым подчеркнув их родство, хотя, по его мнению, не близкое. В этой работе сем. *Roridulaceae*, которое раньше вместе с *Byblidaceae* и *Pittosporaceae* входило в состав порядка *Grossulariales* (Тахтаджян, 1966), включено в подпорядок *Hydrangeineae* вместе с семействами *Hydrangeaceae*, *Pottingeriaceae* и *Pterostemonaceae*. Вместе с тем, по мнению Тахтаджяна, систематические связи сем. *Roridulaceae* остаются неясными. Однако, ссылаясь на исследования C. Grund, U. Jensen, 1981, он указывает на его возможную близость к сем. *Hydrangeaceae*. В более поздней работе (Takhtajan, 1997) сем. *Roridula*-

ceae выделено в монотипный порядок и подчеркнуто его происхождение от общего с *Hydrangeales* предка. Данные, полученные Т. А. Лобовой (2000) при исследовании строения семени *R. dentata* и *R. gorgonias*, подтвердили эту точку зрения и позволили ей сделать заключение о возможном сходстве *Roridulaceae* с *Escaloniaceae* (роды *Abrophyllum* и *Cuttisia*).

Целью настоящего исследования являлось изучение пыльцы родов *Roridula* и *Byblis*, а также некоторых родов из сем. *Pittosporaceae* с помощью СМ, СЭМ и ТЭМ, чтобы выявить сходство и различия между ними и выяснить их родственные связи.

Род *Byblis* включает 2 вида, имеющих изолированные ареалы. Один из них *B. gigantea* Lindl. обитает в западной Австралии, а другой *B. liniflora* Salisb. — в тропической части Австралии и на крайнем юге Новой Гвинеи.

Морфология пыльцы обоих видов *Byblis* ранее изучалась с помощью СМ (Erdtman, 1952). Сравнительно-морфологическое изучение пыльцы этих видов, предпринятое нами с помощью СМ и СЭМ, показывает, что, несмотря на большое сходство, они отличаются рядом признаков, таких как форма, величина, ширина борозд и тип скульптуры.

Род *Roridula* состоит из 2 видов — *R. dentata* L. и *R. gorgonias* Planch., произрастающих в Южной Африке. Они являются кустарниками и различаются размерами и условиями произрастания. Пыльцевые зерна *R. dentata* описаны G. Erdtman (1952) с использованием СМ.

Недостаточность палинологических данных по родам *Roridula* и *Byblis* для суждения об их родстве требует более детального и тщательного исследования пыльцы этих родов. Использование сканирующего электронного микроскопа и особенно трансмиссионного дало новую информацию для понимания таксономии и филогенетических связей семейств *Byblidaceae*, *Roridulaceae* и *Pittosporaceae*, а также *Droseraceae*, к которому прежде относились роды *Byblis* и *Roridula*.

Материал и методика

Пыльца изученных видов *Byblis* (*B. gigantea* и *B. liniflora*) и *Roridula* (*R. dentata* и *R. gorgonias*) была отобрана для исследования из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Для изучения в световом микроскопе (СМ) образцы были обработаны по ацетолизной методике (Erdtman, 1952). Поверхность экзины изучалась с помощью СЭМ (Jeol JSM-35). Подготовка пыльцы для исследования в ТЭМ велась по стандартной методике (глютар-осмиевая фиксация, проводка и заключение в аралдит). Ультратонкие срезы были получены на ультратоме Рейхерт, контрастировались на сеточках уранил-ацетатом и цитратом свинца. Просмотр и исследование их проводились в ТЭМ Tesla BS-500.

Результаты исследования

Род *Byblis* Salisb.

Пыльцевые зерна 3-бороздные, почти сфероидальные, сплющенно-сфероидальные или широкоэллипсоидальные, с длинными широкими бороздами, покрытыми бугорчатой мембраной. Экзина тектатно-перфорированная, скульптура перфорированно-морщинистая и звездчато-бугорчатая (СЭМ).

Исследование ультратонкого строения экзины (ТЭМ) показало, что экзина на срезах 3-слойная; эктэкзина представлена тектумом, образованным сближенными головками колумелл, между которыми иногда видны перфорации, а также варьирующими по толщине колонками колумелл, формирующими инфратектатный слой, и подстилающим слоем с редкими радиальными каналами. Эндэкзина состоит из отчетливой однослойной ламеллы, отделенной от подстилающего слоя тонкой бесструктурной белой линией.

Byblis gigantea Lindl. (табл. I, *1—9*)

Пыльцевые зерна 3-бороздные, почти сфероидальные или широкоэллипсоидальные; в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора почти округлые или широкоэллиптические; полярная ось 42—48 (50) мкм, экваториальный диаметр 38—45 мкм. Борозды широкие, 3.0—3.5 мкм шир., с заметно волнистыми краями, покрытые мембраной с хорошо выраженной бугорчатостью. Экзина 2.4 мкм толщ., тектатно-перфорированная, с часто расположенными колумеллами. Скульптура извилисто-морщинистая с перфорациями, перфорации мелкие, почти округлые (СЭМ).

Исследованный образец. Western Australia, Flat Lower Canning, 1899, Alex. Norrison; N 3137.

Byblis liniflora Salisb (табл. II, *1—9*)

Пыльцевые зерна 3-бороздные, почти сфероидальные или сплющенно-сфероидальные; в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора почти округлые; полярная ось 35—40 мкм, экваториальный диаметр 40—45 мкм. Борозды длинные, широкие, 4.0—4.5 мкм шир., с неровными краями, покрытые мембраной, имеющей такую же скульптуру, как и общая поверхность зерна, но более рыхлую. Экзина 2.0 мкм толщ., тектатно-перфорированная, с часто расположенными колумеллами. Скульптура бугорчатая, звездчато-бугорчатая (СЭМ).

Исследованный образец. Australia, ad. fl. Cyghorum, J. Drummond, s. n.

Примечание. Пыльцевые зерна *B. gigantea* отличаются от таковых *B. liniflora* большей величиной, иной формой, более узкими бороздами, а также особенностями скульптуры поверхности.

Род *Roridula* Forssk.

Пыльцевые зерна 3-поровые или 3-бороздно-оровые, сплющенно-сфероидальные. Борозды длинные, оры и поры крупные. Поры 19—20 мкм в диам., округлые, закрытые оперкулумами. Экзина тектатно-перфорированная, скульптура бугорчатая (СЭМ).

Исследование в ТЭМ выявило эктэкзину, состоящую из толстого тектума, сложенного головками колумелл, узкого инфратектатного слоя, представленного колонками колумелл и толстого подстилающего слоя. Эндэкзина четко отделяется от подстилающего слоя. Структура ее слоистая, представленная короткими тонкими ламеллами, образующими по меньшей мере 3 слоя, но иногда отмечаются крупные гранулы или их конгломераты. Она имеет специфическое строение: слагающие ее ламеллы располагаются группами, распределены неравномерно, образуют перерывы (*R. gorgonias*) или распределены более или менее равномерно и образуют непрерывный слой (*R. dentata*). Наряду с ламеллами наблюдается присутствие отдельных гранул. Толщина эндэкзины непостоянная, в апертурной области она заметно утолщается.

Roridula dentata L. (табл. III, *1—6*; V, *5, 7*)

Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, сплющенно-сфероидальные; в очертании с полюса округло-треугольные, с экватора слегка овальные; полярная ось 30—34 мкм, экваториальный диаметр 38—43.5 мкм. Борозды длинные, с острыми концами и слегка волнистыми краями, около 10 мкм шир. Оры крупные, около 10 × 18 мкм, вытянутые вдоль экваториальной оси, в средней части сжатые. Экзина тонкая, 1.2 мкм толщ. Скульптура бугорчатая, бугорки более или менее одинаковые, мелкие, округлые, плотно прилегающие друг к другу. Поверхность бороздных мембран бугорчатая, образованная группами слившихся бугорков (СЭМ).

При исследовании в ТЭМ выявляется 3-слойная эктэкзина, состоящая из толстого тектума, сложенного головками колумелл, узким инфратектатным слоем из коротких колонок колумелл и толстым подстилающим слоем. Эндэкзина слоистая, состоит из коротких тонких ламелл, образующих по меньшей мере 3 слоя, но иногда отмечаются крупные гранулы или их конгломераты. Толщина ее непостоянная, в апертурной области заметно утолщается.

Исследованные образцы: South Africa, Sherwin, Carlquist, 1973; N 4644; S. W. Cape, Taulor, N 8581.

Roridula gorgonias Planch. (табл. IV, *1—5*; табл. V, *1—4, 6*)

Пыльцевые зерна крупные, 3-поровые, сплющенно-сфероидальные; с полюса округло-треугольные, с экватора широкоовальные; полярная ось 46.5—49.0 мкм, экваториальный диаметр 51—64 мкм. Поры крупные, 19—20 мкм в диам., округлые, закрытые оперкулумами 16—17.5 мкм в диам. Экзина толстая, 5 мкм. Скульптура бугорчатая, бугорки разной величины, преобладают крупные, 2—5 бугорков могут соединяться в группы, разделенные перфорациями разной величины.

Эктэкзина состоит из тонкого перфорированного тектума с супратектатными элементами, представленными крупными полушаровидными буграми, очень узкого инфратектатного слоя из довольно толстых колумелл и хорошо выраженного мощного подстилающего слоя. Эндэкзина четко отделяется от подстилающего слоя. Она имеет специфическое строение: слагающие ее ламеллы располагаются неравномерно, образуют перерывы. Наряду с ламеллами наблюдается присутствие отдельных гранул (ТЭМ).

Исследованные образцы: Austro-Africanae terra Capensis, Regio occidentalis Vogelgat, 1896; N 9546. Zeyher: South Africa, Caput bonae Ispei; N 56. South Africa, 1896, Schlechter; N 9546.

Обсуждение результатов

Изучение морфологии пыльцевых зерен *Byblis* и *Roridula* светло- и электронно-микроскопическими методами позволило выявить особенности их строения и на основании этого высказать несколько предположений о связях между видами изученных таксонов и об их положении в системе цветковых растений.

Результаты исследования показали, что между пыльцевыми зернами *Byblis* и *Roridula* нет сходства. Различия между ними носят принципиальный характер. Они выявляются в комплексе морфологических признаков: в скульптуре, структуре апертур и ультратонком строении слоев экзины. Скульптура экзины *Roridula* принадлежит к бугорчатому типу, в то время как у *Byblis* она извилисто-морщи-

нистая и бугорчато-звездчатая. В пределах рода *Roridula* скульптура варьирует от мелкобугорчатой (*Roridula dentata*) до крупнобугорчатой (*R. gorgonias*). Эти два рода также отличаются особенностями структуры апертур не только на межродовом уровне, но и на межвидовом. Так, *Byblis* и *R. gorgonias* имеют простые апертуры, тогда как у *R. dentata* апертуры сложные. Простые апертуры *Byblis* и *R. gorgonias* отличаются структурно: *Byblis* имеет борозды, а *R. gorgonias* характеризуется большими оперкулятными порами, при этом оперкули, закрывающие их, могут теряться при ацетолизной обработке. Напротив, у *R. dentata* апертуры сложные, состоящие из борозды и оры.

Перечисленные выше различия между *Byblis* и *Roridula* сочетаются с другой важной особенностью, связанной со структурой слоев экзины, и, в частности структурой эндэкзины. Эндэкзина у обоих видов *Roridula* многоламеллятная, прерывистая, иногда грубая, неравномерно утолщенная (табл. III, *6*; IV, *4*, *5*). У *Byblis* эндэкзина имеет иную структуру. Она состоит из одной толстой довольно однородной ламеллы, более или менее постоянной по толщине в межапертурной области (табл. II, *9*).

Таким образом, пыльцевые зерна *Byblis* и *Roridula* различаются по комплексу особенностей, а именно скульптуре, строению апертур, структуре экзины и особенностям строения эндэкзины, что позволяет говорить об отсутствии сходства между ними и рассматривать их в качестве представителей самостоятельных монотипных семейств, как это принято в некоторых филогенетических системах (Тахтаджян, 1966, 1987; Takhtajan, 1997).

Детальное изучение пыльцевой морфологии *Byblis* и *Roridula* позволяет обсудить их родственные связи с сем. *Droseraceae*, в которое ранее они включались (Bentham, Hooker, 1865). В отличие от *Roridula* и *Byblis*, тетрады которых распадаются при созревании и из пыльника высыпаются отдельные пыльцевые зерна—монады, тетрады сем. *Droseraceae* не распадаются в зрелом возрасте (Куприянова, 1973; Takahashi, Sohma, 1982). Пыльцевые зерна, составляющие их, имеют сплющенную или часто грибовидную форму и шиповатую скульптуру. Полученные палинологические данные свидетельствуют о правильности исключения родов *Roridula* и *Byblis* из сем. *Droseraceae*.

Как упоминалось выше, некоторые ботаники связывают *Byblidaceae* с *Pittosporaceae*, основываясь на сходстве строения цветка *Byblis* и *Cheiranthera* (Planchon, 1848; Diels, 1930a). В настоящее время мы с полным основанием можем судить об их связях по признакам пыльцевых зерен, так как нами изучены все роды сем. *Pittosporaceae* (неопубл. данные). По характеру скульптуры, выявленной в СЭМ, все роды распределяются в 3 типа: тип I — Pittosporum, тип II — Marianthus и тип III — Billardiera. К III типу принадлежит и род *Cheiranthera*, с которым, как указывалось выше, сближался род *Byblis*. Пыльцевые зерна 4 видов *Cheiranthera* (*C. liniaris* A. Cunn., *C. cyanea* Brongn., *C. parviflora* Benth. и *C. filifolia* Turcz.) изучались нами в СМ и СЭМ. Они обычно 3-бороздно-оровые, почти сфероидальные, несколько меньшего размера, чем *Byblis*. Сетчатая скульптура этих видов имеет разные варианты: с крупными просветами у *C. filifolia*, средними — у *C. liniaris* (табл. VI, *3*) и более мелкими — у *C. parviflora*; у *C. cyanea* скульптура морщинисто-перфорированная. Сравнение пыльцевых зерен *Cheiranthera liniaris* и *Byblis* показывает близкое сходство в форме, частично в скульптуре и, что особенно важно, во внутреннем строении экзины. Надо заметить, что автор не исследовал специально пыльцу *Cheiranthera* с помощью ТЭМ, но изучил ультратонкие срезы пыльцы по одному представителю из родов *Pittosporum*, *Marianthus* и *Billardiera*, каждый из которых характеризуется определенным типом скульптуры. Эти исследования показали, что

стратификация экзины и структура ее слоев на ультратонких срезах представителей этих родов в целом сходна и относится к одному типу. Исследованные роды отличаются лишь перфорированностью тектума, что является видоспецифичным признаком. Не наблюдается существенного различия в стратификации экзины. Слои экзины сходны по структуре и, как уже указывалось, принадлежат к одному типу, характеризующему сем. *Pittosporaceae* в целом, который очень близок к *Byblidaceae*. Исследование экзины пыльцевых зерен *Pronaya elegans* Hueg. (тип II — Marianthus) (табл. VI, *5*), *Hymenosporum flavum* F. Muell. (тип III — Billardiera) (табл. VI, *6*) и *Byblis gigantea* (табл. II, *9*) отчетливо показало сходство в строении ее слоев и в особенности эндэкзины.

Однако наряду с указанным сходством на ультраструктурном уровне наблюдаются и различия, в частности, в строении апертур у этих двух семейств, позволяющие судить об их эволюционном статусе. Род *Cheiranthera*, как и в целом сем. *Pittosporaceae*, является более эволюционно продвинутым по сравнению с *Byblidaceae* по строению апертур. Пыльца, характеризующая сем. *Pittosporaceae*, имеет сложные бороздно-оровые апертуры и поэтому принадлежит к более высокоорганизованному типу, а пыльца *Byblidaceae* с простыми бороздными апертурами является более примитивной.

Таким образом, детальные палинологические исследования семейств *Byblidaceae* и *Pittosporaceae* подтверждают точку зрения об их родстве и не противоречат положению их в системе цветковых растений.

Морфологические признаки пыльцевых зерен *Roridula* позволяют также сделать некоторые выводы относительно статуса видов, принадлежащих к этому роду. Особое внимание привлекают различия в строении апертур и характере скульптуры у *R. gorgonias* и *R. dentata*. Как указывалось выше, пыльцевые зерна *R. gorgonias* имеют крупную 3-поровую пыльцу, а *R. dentata* — 3-бороздно-оровую, что позволяет предположить более высокий эволюционный уровень первого вида. Вместе с этим у *R. dentata* структурные элементы поверхности тектума представлены простыми, отчетливыми бугорками, сходными по форме и размерам, в то время как у *R. gorgonias* величина последних в несколько раз больше и некоторые из них сливаются, и по их конфигурации можно предположить, что имеется тенденция к образованию сетки. Еще одним аргументом в пользу значительных различий между видами является ультратонкое строение эндэкзины. Несмотря в целом на определенное сходство в строении эндэкзины, они отличаются в деталях, в частности по характеру расположения ламелл. У *R. dentata* ламеллы образуют почти сплошной слой, а у *R. gorgonias* — прерывистый. Выявленные особенности пыльцы исследованных видов свидетельствуют о том, что *R. gorgonias* и *R. dentata* произошли от общего предка, но давно разошлись в развитии и претерпели значительные эволюционные изменения как в характере апертур, так и в скульптуре экзины. Различия между видами по пыльце столь существенны, что с палинологической точки зрения их более правильно рассматривать в составе двух самостоятельных родов сем. *Roridulaceae*, оставив в роде *Roridula* вид *R. dentata* как приоритетный, описанный Linné (1764), и выделив в новый род *R. gorgonias*, описанный позднее (Planchon, 1848).

Недавно появились новые данные по анатомии семян обоих видов рода *Roridula* (Лобова, 2000), которые подтверждают выводы, основывающиеся на палинологических исследованиях (Тарасевич, 1991). На основании изучения анатомии семян Лобова (2000) приходит к заключению, что, принимая во внимание ограниченный ареал *R. gorgonias* и *R. dentata* и значительные различия в структуре семян, можно предположить, что в прошлом эти виды были более широко распространены и эво-

люция проходила у обоих видов параллельно в соответствии с различными условиями среды обитания. Описано влияние экологических условий обитания на морфологию и анатомию древесины у этих видов (Carlquist, 1976). Показано, что оба вида, являясь мезофитами, несут разные признаки специализации, связанные со средой обитания.

Результаты морфолого-анатомических исследований поддерживают точку зрения, уже высказанную нами ранее (Тарасевич, 1991), о необходимости разделения *Roridula* на 2 самостоятельных рода внутри семейства и подтверждают правильность помещения их в отдельное сем. *Roridulaceae.*

Благодарности

В заключение считаю своим долгом выразить благодарность А. Л. Тахтаджяну, по чьей просьбе и при поддержке которого было выполнено настоящее исследование, а также Т. В. Егоровой за внимательный просмотр статьи и ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Куприянова Л. А. Морфологические исследования пыльцы *Drosera* // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 8. С. 1155— 1157.

Лобова Т. А. Анатомо-морфологическая характеристика семян группы семейств порядка *Hydrangeales.* Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 23 с.

Тарасевич В. Ф. О систематическом положении родов *Byblis* и *Roridula* по палинологическим данным. Матер. VIII Моск. совещ. по филог. раст. М., 1991. С. 112—114.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Bentham G., *Hooker J. D.* Genera plantarum. London, 1865. Vol. 1. P. 661—664.

Carlquist S. Wood anatomy of *Byblidaceae* // Bot. Gaz. 1976a. N 137. P. 35—38.

Carlquist S. Wood anatomy of *Roridulaceae*: ecological and phylogenetical implication // Am. J. Bot. 1976b. Vol. 63. P. 1003—1008.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1981. 1262 p.

Dalhgren R., *van Wyk A. E.* Structure and relationships of families endemic to, or centered in Southern Africa // Modern systematic studies in African botany. St.-Louis. 1988. P. 1—94.

Diels L. Byblidaceae // Ed. by A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pfanzenfamilien. 2 Aufl. Leipzig. 1930a. Bd 18a. S. 286—288.

Diels L. Roridulaceae // Ed. by A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pfanzenfamilien. 2 Aufl. Leipzig. 1930b. Bd 18a. S. 346—348.

Domin K. Byblidaceae, a new archychlamydous family // Acta Bot. Bohemica. 1922. Vol. 1. P. 3—4.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stocholm, 1952. 539 p.

Hutchinson J. Evolution and phylogeny of flowering plants. London, New York, 1969. 717 p.

Grund C., *Jensen U.* Systematic relationships of the *Saxifragales* revealed by serological characteristics of seed proteins // Plant Syst. Evol. 1981. Vol. 137. P. 1—22.

Kress A. Zytotaxonomische Untersuchungen einigen insektenfangen (*Droseraceae*, *Byblidaceae*, *Cephalotacaceae*, *Roridulaceae*, *Sarraceniaceae*) // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1970. Bd 83. S. 55—62.

Linné C. Roridula dentata // Genera plantarum. 1764. Ed. 6. P. 567.

Marloth R. Roridula laceae // The flora of South Africa. Cape Town, 1925. Vol. 2. N 1. P. 26—30.

Nakai T. Ordines, familliae, tribi, genera, sectiones, species, varietates, formae et combinationes novae a Prof. Nakai-Takenoschin adhuc ut novis edita. Appendix: Questiones characterium naturalium plantarum. etc. Tokyo, 1943.

Planchon J. E. Sur la famille des Droseracées // Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 3. 1848. T. 9. P. 185—207.

Takahashi H., *Sohma K.* Pollen morphology of the *Droseraceae* and its related taxa // Sci. Rep. Tohoku Univ. 4 ser. Biology. 1982. Vol. 38. P. 81—156.

Takhtajan A. L. Diversity and classification olf flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Thorne R. F. Classification and geography of the flowering plants // Bot. Rev. 1992. Vol. 58. N 3. P. 225— 349.

Vani-Hardev. Systematic embryology of *Roridula gorgonias* Planch. // Beitr. Biol. Pflanz. 1972. Bd 48. S. 339—351.

Wettstein R. 1935. Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig, Wien, 1935. Bd 2. 1152 S.

SUMMARY

To define more precisely relationships of *Roridula* and *Byblis*, their pollen was studied with a light, scanning and transmission electron microscopes. A comparative morphological investigation of pollen grains of the genera has shown no resemblance between them. The complex of morphological features, which differ them, includes the composition of apertures, character of exine sculpture and the structure of its layers. According to aperture composition, *Roridula* and *Byblis* belong to different types: *Byblis* to 3-colpate type and *Roridula* to 3-porate (*R. gorgonias*) and 3-colporate (*R. dentata*). The exine sculpture of *Byblis* is rugulate, transitional to stellate and tuberculate, while that of *Roridula* is tuberculate. Significant distinctions between the genera are traced in the ultrathin exine composition, particularly endexine. The endexine of *Byblis* is represented by one continuous lamella, while that of *Roridula* is polylamellate, sometimes discontinuous with inclusions of granular material.

The detailed study of pollen morphology allows to discuss relationships of *Byblis* and *Roridula* with the family *Droseraceae*, where they were formerly included (Bentham, Hooker, 1865). The pollen of *Droseraceae* is aggregated in tetrads, which do not disintegrate in maturity. The pollen grains in tetrads are oblate or often mushroom-shaped with echinate sculpture. These peculiarities give evidence for excluding *Byblis* and *Roridula* from *Droseraceae*.

Pollen peculiarities of two studied *Roridula* species (*R. gorgonias* and *R. dentata*) suggest, that they originated from a common ancestor long ago. Distinctions in pollen morphology of *R. gorgonias* and *R. dentata* are so considerable, that the species worth to be distinguished as independent genera within *Roridulaceae*, with keeping the generic name for *R. dentata* and giving a new name to *R. gorgonias*. The palynological data confirm *Byblidaceae* to be close to *Pittosporaceae*, with the latter being more evolutionary advanced.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26 : 581 (4 + 5) + 582.261/296 + 581.26 + 581.9

© С. И. Генкал

ТАКСОНОМИЯ МЕЛКОКЛЕТОЧНЫХ ВИДОВ РОДА *STEPHANODISCUS (BACILLARIOPHYTA)*. 1. *STEPHANODISCUS DELICATUS*

S. I. GENKAL. TAXONOMY OF SMALL-SIZED SPECIES OF THE GENUS *STEPHANODISCUS (BACILLARIOPHYTA)*. 1. *STEPHANODISCUS DELICATUS*

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
Поступила 18.11.2003

Изучен типовой материал *Stephanodiscus delicatus*. По собственным и литературным данным приведен расширенный диагноз вида. Показано, что описанный позднее *Cyclostephanos tholiformis* конспецифичен с *Stephanodiscus delicatus*.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Stephanodiscus delicatus*, *Cyclostephanos tholiformis*, морфология, таксономия, экология, распространение.

Мелкоклеточные центрические диатомовые водоросли, в том числе представители рода *Stephanodiscus* Ehr., доминируют в планктонных альгоценозах водоемов разного типа. Их идентификация с помощью светового микроскопа приводит к ошибкам; нередко невозможно определить не только вид, но и установить его родовую принадлежность (Genkal, 1999; Генкал, 2001). Например, в волжских водохранилищах численность *S. hantzschii* var. *pusillis* Grun. по данным, полученным с помощью светового микроскопа, достигает 12 000 кл/мл (Кузьмин, 1978; Коновалов, Паутова, 1989), однако электронно-микроскопическое изучение показало. что присутствует целый комплекс мелкоразмерных видов (6—10 мкм) — *S. hantzschii* var. *hantzschii*, *S. minutulus*, *S. makarovae*, *S. triporus* (Genkal, 1999). По нашим наблюдениям за развитием диатомовых в Рыбинском водохранилище с помощью электронного микроскопа, численность *S. invisitatus* достигала 1395 кл/мл, *S. minutulus* — 850 кл/мл, *S. makarovae* — 480 кл/мл, *S. triporus* — 100 кл/мл (Genkal, 1999). Однако даже использование электронной микроскопии не гарантирует от неточностей в идентификации таксонов (Sieminska, 1988; Casper et. al., 1988; Casper, Scheffler, 1990; Genkal, Håkansson, 1990; Clarke, 1994 и др.).

Stephanodiscus delicatus Genkal был описан на основе электронно-микроскопического изучения проб фитопланктона Рыбинского водохранилища (Генкал, 1985). В диагнозе отсутствовали данные о некоторых структурных элементах створки, что, вероятно, дало повод для описания из Северной Америки *Cyclostephanos tholiformis* Stoermer, Håkansson et Theriot (Stoermer et al., 1987), который имеет большое сходство с *S. delicatus*, и привело к путанице этих видов (Casper et. al., 1988; Casper, Scheffler, 1990). Детальное изучение *S. delicatus* из различных водоемов Японии было проведено позднее H. Kobayasi, H. Kobayashi (1987), которые показали мор-

фологическую изменчивость ряда элементов створки и зафиксировали встречаемость вида в пресноводных и солоноватоводных водоемах. Позднее *S. delicatus* был перенесен в род *Cyclostephanos*, и независимо были опубликованы две комбинации — *C. delicatus* (Genkal) Casper et Scheffler (Casper, Scheffler, 1990) и *C. delicatus* (Genkal) Kling et Håkansson (Håkansson, Kling, 1990). Описания растений, приведенные под этими названиями, существенно отличались друг от друга и относились к 2 разным видам. В этой же работе (Håkansson, Kling, 1990) был дан расширенный диагноз для *C. tholiformis* на основе изучения типового материала, однако некоторые признаки существенно отличались от первоописания (Stoermer et al., 1987). Позднее (Håkansson, 2002) в диагнозе приведены были те же признаки и диапазоны их изменчивости, что и в первоописании (Stoermer et al., 1987).

Цель настоящего исследования — дополнительное изучение морфологических особенностей панциря *S. delicatus*, таксономии, экологии и ареала вида на основе собственных и литературных данных.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили пробы фитопланктона из волжских водохранилищ, собранные в 1969—1970 годах (архив лаборатории альгологии ИБВВ РАН), сборы автора в 1982 г. на Рыбинском водохранилище (станции канал Жуковского и Коприно, где был собран типовой материал), а также на р. Сутке, притоке Рыбинского водохранилища и оз. Кариесте (Эстония).

Освобождение клеток от органических веществ проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-25 S. При изучении сезонной динамики численности центрических диатомовых водорослей в 1982 г. использовали оригинальный метод учета водорослей с помощью электронной микроскопии (Генкал, 1986; Genkal, 1989; Genkal, Korneva, 1992).

Результаты и обсуждение

Stephanodiscus delicatus Genkal (Генкал, 1978 : 30, 31, рис. 1—5). — *Cyclostephanos tholiformis* Stoermer, Håkansson et Theriot, 1987 : 352, 354, figs. 1—10.

Клетки одиночные, иногда в коротких колониях. Панцирь короткоцилиндрический. Створки в центре выпуклые или вогнутые, 6—14.3 мкм в диам. Структура створки состоит из пороидных ареол неправильной формы, расположенных в шахматном порядке в радиальных рядах, 43—65 в 10 мкм. В центральной части створки имеется розетка ареол. Ряды ареол одинарные, к краю переходят в трехрядные, редко двух- или четырехрядные, 12—18 в 10 мкм. С внутренней поверхности ареолы закрыты куполообразным крибрумом, который ближе к краю створки становится плоским. Загиб створки с 3—5 ареолами в ряду. Ареолы на загибе створки в одинарных рядах, 60—70 в 10 мкм. Двугубый вырост один, располагается на загибе створки в кольце краевых выростов с опорами, иногда в кольце шипов, с внутренней поверхности в виде щели, окруженной двумя утолщениями, с внешней — в виде отверстия, иногда в виде шипа. Вблизи центра створки имеется один вырост с 2 опорами, иногда встречается два или три. Краевые выросты с 2 опорами расположены ниже шипов, на 3—6-м ребре. На границе с загибом створки небольшие шипы, отходят от каждого ребра, иногда отсутствуют.

Пресноводно-солоноватоводный планктонный вид, преимущественно в эвтрофных водоемах.

Водохранилища Волги, Ладожское оз., р. Вуокса (впадающая в Ладожское оз.) реки Обь, Амур; Эстония (озеро), Венгрия (озера, реки, каналы), Япония (реки, озера, пруды, лагуны), США (лагуны, реки, озера), Канада (озера).

Нами *S. delicatus* был зафиксирован в Угличском, Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах, а также в низовьях Волги в течение мая—июля. По литературным данным, pH в этих водохранилищах варьирует от 6.0 до 8.8 (Волга..., 1978), и они относятся к мезотрофным, мезотрофно-эвтрофным и эвтрофным водоемам (Korneva, Solovyova, 1998). При изучении сезонной динамики численности центрических диатомовых водорослей на Рыбинском водохранилище и р. Сутке (табл. 1) было установлено, что развитие *S. delicatus* начинается ранней весной, максимальная численность (100 тыс. кл/л) зафиксирована в начале июня в мелководном канале Жуковского, в небольшом количестве (2—10 тыс. кл/л) вид встречался в течение лета и осени (до начала октября) при температуре воды 8—18 °С и прозрачности 60—90 см. *S. delicatus* был также обнаружен нами в Ладожском оз., р. Вуоксе (Генкал, Трифонова, 2003), оз. Кариесте (Эстония) (Генкал, Лаугасте, 1985), реках Обь и Амур (Генкал, Семенова, 1989, Генкал, Кухаренко, 1990). *S. delicatus* вегетировал вместе с представителями других родов *Centrophyceae* и практически всегда в сопровождении *S. hantzchii*, *S. invisitatus*, *S. makarovae* и *S. minutulus* (табл. 1), на что указывают другие исследователи (Kobayasi, Kobayashi, 1987; Kiss, Genkal, 1993; Kiss , 1996; Kiss, Padisak, 1988). *S. delicatus* был отмечен осенью (октябрь) и зимой (декабрь) в Дунае (Kiss, Genkal, 1993; Kiss, 1996), а также поздней весной (начало июня) в оз. Балатон (Kiss, Padisak, 1988).

По данным H. Kobayasi, H. Kobayashi (1987), *S. delicatus* встречается в планктоне и бентосе пресноводно-солоноватоводных водоемов (пруды Иногазира и Ваки, озера Химе-нума и Оо-пума, лагуна Хатиро, реки Хинума и Нака) в августе—ноябре при значении pH 7.0—9.6, температуре воды 12.8—26 °С и солености до 18 ‰. *С. delicatus* был найден в лагуне Лази (США), Красной реке (Канада), оз. Виннипег (Канада), которые относятся к высокоэвтрофным водоемам с высоким pH (Håkansson, Kling, 1990).

Согласно точке зрения E. Theriot et al. (1987), к роду *Cyclostephanos* относятся виды, имеющие длинную внешнюю трубку двугубого выроста, который расположен на границе лицевой поверхности створки с ее загибом, поэтому представителей рода *Stephanodiscus*, имеющих такие морфологические особенности, следует перевести в род *Cyclostephanos*. Среди представителей рода *Stephanodiscus* имеются многочисленные примеры иного расположения и строения двугубного выроста (Genkal, Kiss, 1991, 2000). H. Håkansson (2002) указывает в описании рода *Stephanodiscus*, что двугубый вырост располагается на загибе створки или в кольце шипов, а в диагнозе рода *Cyclostephanos* — на загибе створки или близ кольца шипов. Такая характеристика расположения двугубого выроста для этих родов, на наш взгляд, не имеет таксономической ценности. Мы придерживаемся мнения F. Round (1982), согласно которому виды *Cyclostephanos* имеют в краевой зоне альвеолы в отличие от представителей рода *Stephanodiscus* (Genkal, Kiss, 1991). У *C. tholiformis* альвеолы отсутствуют, поэтому мы рассматриваем этот вид в качестве представителя рода *Stephanodiscus*.

Согласно нашему описанию, клетки *S. delicatus* одиночные (Генкал, 1985), в диагнозе *Cyclostephanos tholiformis* отмечено, что они могут встречаться и в виде коротких колоний (Stoermer et al., 1987). Створки в центре выпуклые или вогнутые (табл. I, *1—5*). У *C. tholiformis* диаметр выпуклой или вогнутой части створки

ТАБЛИЦА I

Численность центрических диатомовых водорослей в исследованных водоемах в 1982 г. (тыс. кл/л)

Вид	Р. Сутка			Рыбинское водохранилище				
	ст. Гороховое	устье реки		ст. Коприно		ст. канал Жуковского		
	19 мая	19 мая	4 августа	2 июня	7 июля	19 июня	11 августа	6 октября
Aulacoseira spp.	300	45	1150	70	530	400	245	118
Cyclotella atomus Hust.	10	5		300		10		10
C. meneghiniana Kütz.	150	10	20	50		30		12
C. pseudostelligera Hust.	1750	590	40	210	20	650	5	34
Cyclostephanos dubius (Fricke) Round	10		20	15	15	360	55	22
Melosira varians Ag.				5	10			
Skeletonema potamos (Weber) Hasle	220	45	10	40	40	200	30	24
S. subsalsum (A. Cl.) Bethge		10		30	90	220		28
Stephanodiscus binderanus (Kütz.) Krieger			20	30	165	320	10	84
S. delicatus Genkal	10	10	10	5	5	100	10	2
S. hantzschii Grun.	290	95	50	565	20	1000	25	34
S. invisitatus Hohn et Hellerman	180	25	40	75	505	670	30	36
S. makarovae Genkal	30	5	20	15	5	200		8
S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möll.	230	40	40	35		340	5	64
S. triporus Genkal et Kuzmin			10	5		30		28
Thalassiosira guillardii Hasle				25	5	10		
T. pseudonana Hasle et Heimdal			20		5	20		6

несколько больше (Stoermer et al., 1987; figs. 3—5, 7). H. Kobayasi и H. Kobayashi (1987) при изучении морфологии *S. delicatus* наблюдали створки с рельефом, близким к описанию этого вида и *C. tholiformis*.

Число ареол на конце штрихов у *S. delicatus* варьирует от 2 до 4, но чаще всего их 3 (табл. I, *1—6*), что совпадает с данными H. Kobayasi, H. Kobayashi (1987). Для *C. tholiformis* указываются 2—3-рядные штрихи, но на приводимых микрофотографиях преобладают штрихи, которые заканчиваются 3 ареолами (Stoermer et al., 1987). Ребра, разделяющие штрихи, ближе к краю загиба створки иногда ветвятся (табл. I, *1*, *6*). С внутренней поверхности ареолы закрыты куполообразным крибрумом, который становится плоским ближе к краю створки (табл. II, *2*, *3*). Аналогичные данные приводят и другие исследователи (Kobayasi, Kobayashi, 1987; Stoermer et al., 1987). На загибе створки ареолы в прямых рядах 60 в 10 мкм, 3—4 в ряду, (табл. I, *6*; II, *1*), что подтверждают данные японских исследователей (Kobayasi, Kobayashi, 1987). Для *C. tholiformis* приводится 4—5 ареол в ряду, а число рядов ареол на загибе створки, согласно нашим подсчетам по микрофотографиям, составило 60—70 в 10 мкм (Stoermer et al., 1987, fig. 6).

У *S. delicatus* шипы небольшие, отходят от каждого ребра на границе лицевой части створки и ее загиба (табл. I, *1*, *6*; II, *1*), иногда отсутствуют (табл. I, *2*). H. Kobayasi и H. Kobayashi (1987, pl. 3, fig. 18) также наблюдали на некоторых створках отсутствие шипов.

Центральный вырост с 2 опорами располагается почти в центре створки (табл. I, *2—5*; II, *2*). H. Kobayasi, H. Kobayashi (1987) для *S. delicatus* также указывали единственный центральный вырост с 2 опорами, у *C. tholiformis* иногда встречаются створки с двумя или тремя центральными выростами (Stoermer et al., 1987). Согласно H. Håkansson (2002), у *C. tholifrmis* редко встречаются створки с 2 выростами. Краевые выросты с 3 опорами располагаются на 5—6-м ребре сразу ниже шипов (табл. I, *1—6*; II, *3—5*). Аналогичное расположение выростов отмечено у *S. delicatus* из японских водоемов (Kobayasi, Kobayashi, 1987) и у *C. tholiformis* (Stoermer et al., 1987).

Двугубый вырост у *S. delicatus* располагается в кольце краевых выростов с опорами и с внутренней поверхности представляет щелеподобное отверстие (табл. II, *6*), что подтверждается литературными данными (Kobayasi, Kobayashi, 1987; Stoermer et al., 1987). По данным последних авторов, внешняя часть двугубого выроста у *C. tholiformis* выглядит как незаметное отверстие в основании ветвящихся ребер на загибе створки. H. Kobayasi и H. Kobayashi (1987) приводят микрофотографии *S. delicatus*, на которых двугубый вырост с внешней поверхности расположен на границе лицевой части створки с ее загибом на уровне шипов, или несколько выше или ниже. Внешняя часть выроста, согласно данным этих исследователей, варьирует весьма значительно: небольшое круглое отверстие, по диаметру меньшее, чем ареолы загиба створки — короткая трубка — в виде шипа. Вариации расположения двугубого выроста и строения его внешней части у экземпляров в японских популяциях *S. delicatus* наглядно демонстрируют невысокую таксономическую ценность этого признака даже на уровне вида и подтверждают нашу точку зрения по этой проблеме (Genkal, Kiss, 1991).

J. S. Casper с соавт. (Casper et al., 1988) при изучении мелкоклеточных центрических диатомовых в оз. Дагов (Германия) нашли створки *S. delicatus* (pl. 2, figs. 1—12; pl. 3, figs. 1—5) 4.7—8.2 мкм в диам., причем на одних микрофотографиях створки плоские, на других — выпуклые или вогнутые в центре. По нашему мнению, на них изображен *S. makarovae*, так как такой же диапазон размеров и гетеростворчатость панциря характерны именно для этого вида (табл. 2; Генкал, 1992, табл. IX, рис. 3—6). Другие диагностические признаки, которые приводят S. Casper et al. (1988) для *S. delicatus*, также совпадают с диагнозом *S. makarovae* (табл. 2). Кроме этого, между *S. delicatus* и *S. makarovae* имеется различие в числе опор у краевых выростов. У последнего краевые выросты имеют по 2 опоры, для *Cyclostephanos tholiformis* характерно наличие 3 опор. J. S. Casper и W. Scheffler (1990) для *C. delicatus* из того же оз. Дагов отмечают две опоры у краевых выростов. Между *S. delicatus* и *S. makarovae* имеется гиатус и по количественным признакам. У последнего вида средние значения диаметра створки в мкм, числа штрихов в 10 мкм и числа краевых выростов с опорами составляли соответственно 3.7, 24 и 4.3 в исследованной нами популяции, у *S. delicatus* — 8.8, 15.1 и 6.9 (Генкал, 1978, 1985). Все вышесказанное свидетельствует о том, что форма из оз. Дагов по качественным и количественным признакам относится к *S. makarovae*.

J. S. Casper и W. Scheffler (1990) перевели *S. delicatus* в род *Cyclostephanos*, следуя точке зрения E. Theriot et al. (1987), и дали расширенный диагноз вида, который практически совпадает с диагнозом *S. makarovae* (табл. 2). Приводимые ими иллюстрации наглядно подтверждают их сходство (pl. II—IV). *S. delicatus* был пере-

ТАБЛИЦА 2

Изменчивость основных морфологических признаков у некоторых мелкоклеточных представителей родов *Stephanodiscus* и *Cyclostephanos*

Диаметр створки, мкм	Число штрихов в 10 мкм	Число ареол в 10 мкм штриха	Число ареол на конце штриха	Расположение краевых выростов с опорами	Водоем	Источник
					Stephanodiscus delicatus	
7.1—10	12—18	43—65	3	На 3—6-м ребре	Рыбинское водохранилище	Генкал, 1985
7.6—8.4	14—16				Озера Эстонии	Генкал, Лаугасте, 1985
7—14.3	12—18				Водохранилища Волги	Генкал, 1992
10.3—11.8	12—14*		3		Р. Вуокса (приток Ладожского оз.)	Генкал, Трифонова, 2003
6—14	14—18	Около 50	2—3	То же	Водоемы Японии (реки, озера, пруды, лагуны)	Kobayasi, Kobayashi, 1987
5—8(11)	18—25		2, редко 3	На 2—6-м ребре	Оз. Дагов (Германия)	Casper et al., 1988
					S. makarovae	
3—3.5	18—30	40—50	2, редко 3	3—6 на створке	Иваньковское водохранилище	Генкал, 1978
3—6(10)	16—30	33—60	2, редко 3	На 3—5-м ребре	Озера, реки, водохранилища	Козыренко и др., 1992
					Cyclostephanos tholiformis	
7—12	12—13	50—60**	2—3	На 3—5-м ребре	Северная Америка (канал)	Stoermer et al., 1987
7—12			2—3	На 3—4-м ребре	То же	Håkansson, Kling, 1990
7—12	12—13		2, редко 3	На 3—5-м ребре	» »	Håkansson, 2002
					C. delicatus	
5(—6)—7(—10)	18—25		2, редко 3	На 3—6-м ребре	Озера, реки и каналы (Германия)	Casper et al., 1990
6—14			2—4	На 4—6-м ребре	США, Канада (реки, озера, каналы)	Håkansson, Kling, 1990

Примечание. * В работе С. И. Генкала, И. С. Трифоновой (2003) ошибочно указан верхний предел изменчивости числа штрихов в 10 мкм — 24. ** -- подсчеты проведены по приведенным в работе микрофотографиям.

веден в род *Cyclostephanos* в это же время и другими исследователями (Håkansson, Kling, 1990). Последние привели расширенный диагноз *C. delicatus*, в котором указывается значительно больший диапазон изменчивости диаметра створки и рядности штрихов у загиба створки (табл. 2), чем в первоописании (Генкал, 1985), и отсутствует информация по целому ряду других количественных признаков.

В последней публикации H. Håkansson (2002), посвященной изучению центрических диатомовых водорослей (в том числе и представителей родов *Stephanodiscus* и *Cyclostephanos*), не рассматривается *C. delicatus*, как и некоторые другие виды *Centrophyceae* (*Stephanodiscus binatus* Håkansson et Kling, *S. nipigonensis* Kling et Håkansson и др.). В работе H. Håkansson, H. Kling (1990) приводится расширенный диагноз *C. tholiformis* на основе изучения типового материала: большинство признаков соответствуют первоописанию, но отсутствуют данные по числу штрихов в 10 мкм, указан меньший диапазон изменчивости расположения краевых выростов с опорами и, самое главное, для краевых выростов в отличие от первоописания указаны 2 опоры, а не 3 (табл. 2). Названные авторы подтверждают, что основное отличие *C. tholiformis* от *C. delicatus* состоит в числе опор у краевых выростов. Следует отметить, что H. Håkansson (2002) для *C. tholiformis* приводит описание, полностью совпадающее с первоначальным (Stoermer et al., 1987).

Заключение

Количественные и качественные признаки *Stephanodiscus delicatus* варьируют в большей степени, чем приводится в первоописании. *S. delicatus* имеет более широкий ареал и экологическую валентность.

Показано, что *Cyclostephanos tholiformis* конспецифичен с *Stephanodiscus delicatus*, о чем можно судить на основании сходства обоих видов в морфологии створки и количестве структурных элементов, и первое название является синонимом второго. Согласно F. Round (1982), нет достаточных оснований для перевода *S. delicatus* в род *Cyclostephanos*.

Мелкоклеточная центрическая диатомовая водоросль из оз. Дагов (Германия), приводимая в литературе под названием *S. delicatus* и *Cyclostephanos delicatus*, относится к *Stephanodiscus makarovae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

Волга и ее жизнь. Л., 1978. 348 с.

Генкал С. И. Новый вид из рода *Stephanodiscus* Ehr. (*Bacillariophyta*) // Новости систематики низших растений. Л., 1978. Т. 15. С. 11—14.

Генкал С. И. Новый вид из рода *Stephanodiscus* Ehr. (*Bacillariophyta*) // Новости систематики низших растений. Л., 1985. Т. 22. С. 30—32.

Генкал С. И. Метод количественного учета диатомовых водорослей в сканирующем и трансмиссионном электронных микроскопах // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № 1. С. 51—56.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 128 с.

Генкал С. И. *Bacillariophyta* в гидробиологических исследованиях: о некоторых проблемах // Тез. докл. VIII съезда Гидробиол. об-ва РАН (Калининград, 16—23 сентября 2001 г.) Калининград, 2001. Т. 1. С. 159—160.

Генкал С. И., Кухаренко Л. А. Новые данные к флоре диатомей р. Амур // Криптологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1990. С. 45—47.

Генкал С. И., Лаугасте Р. А. Новые данные к флоре диатомовых водорослей водоемов Эстонии // Новости систематики низших растений. Л., 1985. Т. 22. С. 32—35.

Генкал С. И., Семенова Л. А. Материалы к флоре водорослей (*Bacillariophyta*) Обского Севера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 305. С. 43—55.
Генкал С. И., Трифонова И. С. К изучению центрических водорослей (*Centrophyceae*, *Bacillariophyta*) планктона Ладожского озера // Альгология. 2003. Т. 13. № 3. С. 293—304.
Козыренко Е. Ф. и др. *Stephanodiscus* Ehr. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб., 1992. Т. 2. Вып. 2. С. 7—20.
Коновалов С. М., Паутова В. Н. Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Л., 1989. 304 с.
Кузьмин Г. В. Фитопланктон // Волга и ее жизнь. Л., 1978. С. 122—140.
Casper J. S., Scheffler W. Cyclostephanos delicatus (Genkal) Casper et Scheffler comb. nov. from waters in northen part of Germany // Arch. Protistenkd. 1990. Vol. 138. P. 304—312.
Casper J. S., Scheffler W., Augsten K., Peschke T. Some observations on the *Stephanodiscus hantzschii*—group (*Bacillariophyta*) in waters of the GDR. III. *Stephanodiscus delicatus* and *S. rugosus* in Lake Dagow? // Limnologica (Berlin). 1988. Vol. 19. N 2. P. 27—34.
Clarke K. Pelagodictyon, a new genus of centric diatom from the Norfolk Broad // Diatom Res. 1994. Vol. 9. N 1. P. 17—26.
Genkal S. I. Quantitative estimation of diatom algae using the scanning and transmission electron microscopes // Diatom Res. 1989. Vol. 4. N 2. P. 249—254.
Genkal S. I. Problems in identifying centric diatoms for monitoring the water quality of large rivers // Use of algae monitoring rivers. III. Douai. 1999. P. 182—187.
Genkal S. I., Håkansson H. The problem of distinguishing the newly described diatom genus *Pseudostephanodiscus* // Diatom Res. 1990. Vol. 5. N 1. P. 15—23.
Genkal S. I., Kiss K. T. New morphological and taxonomical data for *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman (*Bacillariophyta*) // Arch. Protistenkd. 1991. Bd 140. N 4. P. 289—301.
Genkal S. I., Kiss K T. The taxonomical position of the centric diatom genus *Pelagodictyon* Clarke with remarks to the generic concept of the genus *Cyclostephanos* // Algol. Stud. 2000. Suppl. Vol. 136. P. 51—64.
Genkal S. I., Korneva L. A sample method to assess the number of diatoms using TEM // Arch. Hydrobiol. 1992. Vol. 124. N 3. P. 357—366.
Håkansson H. A compilation and evoluation of species in the genera *Stephanodiscus, Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae* // Diatom Res. 2002. Vol. 17. N 1. P. 1—139.
Håkansson H., Kling H. The current status of some very small freshwater diatoms of the genera *Stephanodiscus* and *Cyclostephanos* // Diatom Res. 1990. Vol. 5. N 2. P. 273—287.
Kiss K. T. Diurnal changes of planktonic diatoms in the River Danube near Budapest (Hungary) // Algol. Stud. 1996. Vol. 80. P. 113—122.
Kiss K. T., Genkal S. I. Winter blooms of centric diatoms in the River Danube and in its sidearms near Budapest (Hungary) // Hydrobiologia. 1993. Vol. 269/270. P. 317—325.
Kiss K. T., Padisak J. Species succession in the *Thalassiosiraceae*: Quantitative studies in the large, shallow Lake Balaton, Hungary // Proceed. 10th Diatom. Symp. 1988. P. 481—490.
Kobayasi H., Kobayashi H. Fine structure and taxonomy of the small and tiny *Stephanodiscus* (*Bacillariophyceae)* species in Japan. 5. *S. delicatus* Genkal and the characters useful in identifying five small species // Japan. J. Phycol. 1984. Vol. 35. N 4. P. 268—276.
Korneva L. G., Solovyova V. V. Spatial organization of phytoplankton in reservoirs of the Volga river // Hydrobiol. 1998. Vol. 83. P. 163—166.
Round F. E. Cyclostephanos — a new genus within the *Sceletonemaceae* // Arch. Protistenkd. 1982. Vol. 125. P. 323—329.
Sieminska J. Pseudostephanodiscus gen. n. (*Bacillariophyceae*) // Arch. Protistenkd. 1988. Vol. 135. P. 183—185.
Stoermer E. F., Håkansson H., Theriot E. T. Cyclostephanos species newly reported from North America: *C. tholiformis* sp. nov. and *C. costatilimbus* comb. nov. // Br. Phycol. 1987. Vol. 22. P. 349—358.
Theriot E. T., Stoermer E., Håkansson H. Taxonomic interpretation of the rimoportula of freshwaorer genera in the centric diatom family *Thalassiosiraceae* // Diatom Res. 1987. Vol. 2. N 2. P. 251—265.

SUMMARY

The paper presents the results of a study of the type material of *Stephanodiscus delicatus* (*Bacillariophyta*). It is shown that *Cyclostephanos tholiformis*, described late, is conspecific with *S. delicatus* and should be placed into synonymy of the latter. Based on original and literature data, a broadened diagnosis of the species is given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.314)

© И. В. Вахромеев

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ ВО ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ

I. V. VAKHROMEEV. FLORISTIC RECORDS IN VLADIMIR REGION

Владимирский государственный педагогический университет
600024 Владимир, пр. Строителей, 11
Тел. (09232) 33-97-84
E-mail: ivv@au.ru
Поступила 26.04.2004

Приводятся данные о 6 новых видах для территории Владимирской обл. и новых местонахождениях 11 редких аборигенных или адвентивных видов, найденных в 2002—2003 гг.
Ключевые слова: флористические находки, новые виды для флоры, редкие и охраняемые виды, Владимирская обл.

В ходе весенне-летних полевых исследований, проводимых на территории Владимирской обл. в 2002—2003 гг., получены данные, дополняющие сведения о местной флоре. Все сборы сделаны автором статьи, фамилия которого опущена при цитировании гербарных сборов.

К новым, ранее не указывавшимся для флоры Владимирской обл., относятся следующие виды.

Carex supina Wahlenb. Ковровский р-н, опушка сухого соснового леса и обочина песчаной дороги, идущей вдоль северного склона насыпи железной дороги Москва—Н. Новгород, 0.5 км западнее ж.-д. ст. Федулово, 17 VI 2003.

Aconogonon divaricatum (L.) Nakai ex Mori. Ковровский р-н, компактная куртина у ж.-д. путей, 0.3 км восточнее ж.-д. ст. Федулово, 11 IX 2003.

Salvia pratensis L. Прежде не приводился для Владимирской обл., хотя в ряде соседних регионов известен давно (хотя бы в качестве заносного). Найдено единственное растение в Ковровском р-не, на ж.-д. ст. Федулово, на запасных железнодорожных путях у платформы, 17 VI 2003.

Verbascum phoeniceum L. Ковровский р-н, лужайка между песчаной дорогой и северным склоном насыпи железной дороги Москва—Н. Новгород, в 0.3 км западнее ж.-д. ст. Федулово, 24 VI 2003.

Inula hirta L. Собран там же, где и предыдущий заносный вид, 24 VI 2003.

Artemisia sericea Web. ex Stechm. Новый вид полыни, ранее не отмечавшийся для территории области. Найден в Ковровском р-не вдоль песчаной дороги, идущей параллельно северному склону насыпи железной дороги Москва—Н. Новгород, в 0.5 км западнее ж.-д. ст. Федулово, 11 VI 2003.

Кроме указанных видов на территории области отмечены новые местонахождения редких для местной флоры растений.

Isoëtes lacustris L. Ранее для Владимирской обл. приводилось только одно местонахождение этого редкого охраняемого вида: Меленковский р-н, оз. Широха, близ д. Двоезеры (Определитель..., 1986; Вахромеев, 2002). Летом 2003 г. найдена новая ценопопуляция на сравнительно небольшом расстоянии от указанного местонахождения — в оз. Василье (у д. Двоезеры Меленковского р-на). В последнем местонахождении ценопопуляция занимает небольшой участок у южного берега озера и состоит из небольшого числа растений.

Anisantha tectorum (L.) Nevski. Во флоре области данный заносный вид отмечался в начале XX в. в Муромском уезде (Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), и Московского гос. университета им. М. В. Ломоносова (MW)), в более позднее время находили лишь однажды в Меленковском р-не у ст. Бутылицы (MW — 1978 г.). В 2003 г. вид найден на ж.-д. путях в Ковровском р-не на ст. Федулово (17 VI 2003).

Bromus japonicus Thunb. Редкий вид, до сих пор отмечавшийся на территории области в Суздальском р-не и г. Коврове (Серегин, 2001; Вахромеев и др., 2002). Найден в том же месте, что и предыдущий вид, в большом количестве на ж.-д. путях на ст. Федулово (17 VI 2003). Примечательно, что в 1920-е годы этот вид уже находили вблизи ст. Федулово (Определитель..., 1986).

Carex magellanica Lam. До сих пор были известны лишь старые сборы (1907, 1914 гг.) М. И. Назарова с юга области (MW, LE). Новое местонахождение находится значительно севернее: Камешковский р-н, заболоченный березово-еловый лес на торфянике по левому берегу р. Черной в окр. д. Марьинка, выше по течению в 300 м от моста через речку на автостраде Москва—Уфа 13 VI 2003.

Thesium ebracteatum Hayne. Приводится для флоры области в ряде изданий (Определитель..., 1986; Путеводитель..., 1971), однако до сих пор эти данные не были подтверждены гербарными сборами. Найден в Ковровском р-не на лужайке и вдоль песчаной дороги между сухим сосновым лесом и насыпью железной дороги Москва—Н. Новгород, в 0.5 км западнее ст. Федулово в Ковровском р-не, (12 VI 2003).

Gypsophila paniculata L. До сих пор были лишь старые указания А. Ф. Флерова (1902) и Н. А. Казанского (1904) на находки этого вида в Меленковском и Судогодском уездах. Найдено несколько растений в Ковровском р-не, на лужайке у северного склона насыпи железной дороги Москва—Н. Новгород в 0.4 км восточнее ст. Федулово, 27 VII 2003.

Potentilla bifurca L. Отмечался лишь в одном пункте Владимирской обл. на ст. Колокша в Собинском р-не (Серегин, 2001). Летом 2003 г. в Ковровском р-не найдена довольно крупная популяция этого растения на песчаной дороге вдоль северного склона насыпи железной дороги Москва—Н. Новгород, в 0.5 км западнее ст. Федулово, 12 VI 2003.

Veronica jacquinii Baumg. Приводится для территории области, вероятно, на основании старых (довоенных) сборов для окр. г. Коврова (Определитель..., 1987; Вахромеев, 2002). В 2003 г. отмечена небольшая группа из 10—20 растений в Ковровском р-не: «лужайка между песчаной дорогой и северным склоном насыпи железной дороги Москва—Н. Новгород в 0.5 км западнее ст. Федулово, 12 VI 2003». Необходимо отметить, что находка сделана вблизи или на том же месте, где впервые вид был обнаружен в начале 1930-х годов (Определитель..., 1987; Вахромеев, 2002).

Artemisia sieversiana Willd. Несмотря на частую встречаемость в соседней Московской обл. (Определитель..., 1987), для местной флоры это пока достаточно редкий заносный вид, отмеченный впервые в конце 1970-х годов (Октябрева и др.. 1978). Новое местонахождение зафиксировано на ж.-д. путях в 0.4 км западнее ст. Боголюбово, 07 VIII 2003.

A. umbrosa (Bess.) Pamp. Заносный вид, отмеченный в Александровском (Сухоруков, Березуцкий, 2000) и Суздальском (Вахромеев, 2002) — ст. Боголюбово. районах. В последнем местонахождении вид представлен компактными зарослями (впервые обнаружены здесь в 2000 г.), находящимися непосредственно на насыпи железной дороги у платформы, 07 VII 2003.

Pilosella lactucella (Wallr.) P. D. Sell et C. West (*Hieracium lactucella* Wallr.). До последнего времени на территории области было известно всего 2 местонахождения вида — в Меленковском уезде (MW — 1914 г.) и Судогодском р-не (Определитель..., 1987). Новое местонахождение отмечено также в этом районе: «граница леса и лесосеки в лесном массиве 3—4 км севернее д. Бахтино, 18 VI 2002».

Благодарности

Автор выражает признательность сотрудникам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН Т. В. Егоровой, А. А. Коробкову, А. Е. Грабовской, А. Н. Сенникову за помощь и консультации, оказанные при обработке гербарных материалов в ходе подготовки данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахромеев И. В. Определитель сосудистых растений Владимирской области. Владимир, 2002. 314 с.

Вахрамеев И. В., Линьков А. А., Серегин П. А. Новые и редкие растения Владимирской области // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 128—130.

Казанский П. А. Список растений окрестностей губернского города Владимира и его уезда // Тр. Владимирского об-ва любителей естествознания. Владимир, 1904. Т. I. Вып. 3. С. 1—42.

Октябрева Н. Б., Тихомиров В. Н., Чичев А. В. Новые материалы о характеристике адвентивной флоры Московской области // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1978. № 12. С. 89—94.

Определитель растений Мещеры / К. В. Киселева, В. С. Новиков, Н. Б. Октябрева, В. Н. Тихомиров, А. В. Чичев. М., 1986. Ч. 1. 240 с., 1987. Ч. 2. 212 с.

Путеводитель ботанических экскурсий по Владимирской области. Владимир, 1971. Ч. 1. 168 с.

Серегин А. П. Сеточное картирование флоры Владимирской области: новые находки редких видов // Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков: Матер. науч. совещ. (Рязань, 29—31 января 2001 г.). М., 2001. С. 141—143.

Сухоруков А. П., Березуцкий М. А. Материалы к познанию флоры Средней России // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2000. Т. 5. Вып. 6. С. 57—58.

Флеров А. Ф. Флора Владимирской губернии. М., 1902. Ч. 1. 338 с.; Ч. 2. 76 с.

SUMMARY

The paper contains information on new records of plant species (6) and plant populations (11) found in Vladimir Region of Russia. *Carex supina*, *Aconogonon divaricatum*, *Salvia pratensis*, *Verbascum phoeniceum*, *Inula hirta*, *Artemisia sericea* are new species for the native flora. New localities were found for following species: *Isoëtes lacustris*, *Anisantha tectorum*, *Bromus japonicus*, *Carex magellanica*, *Thesium ebracteatum*, *Gypsophila paniculata*, *Potentilla bifurca*, *Veronica jacquinii*, *Artemisia sieversiana*, *Artemisia umbrosa*, *Pilosella lactucella*.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2004. VOL. 89. N 11)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 11)

Стр.

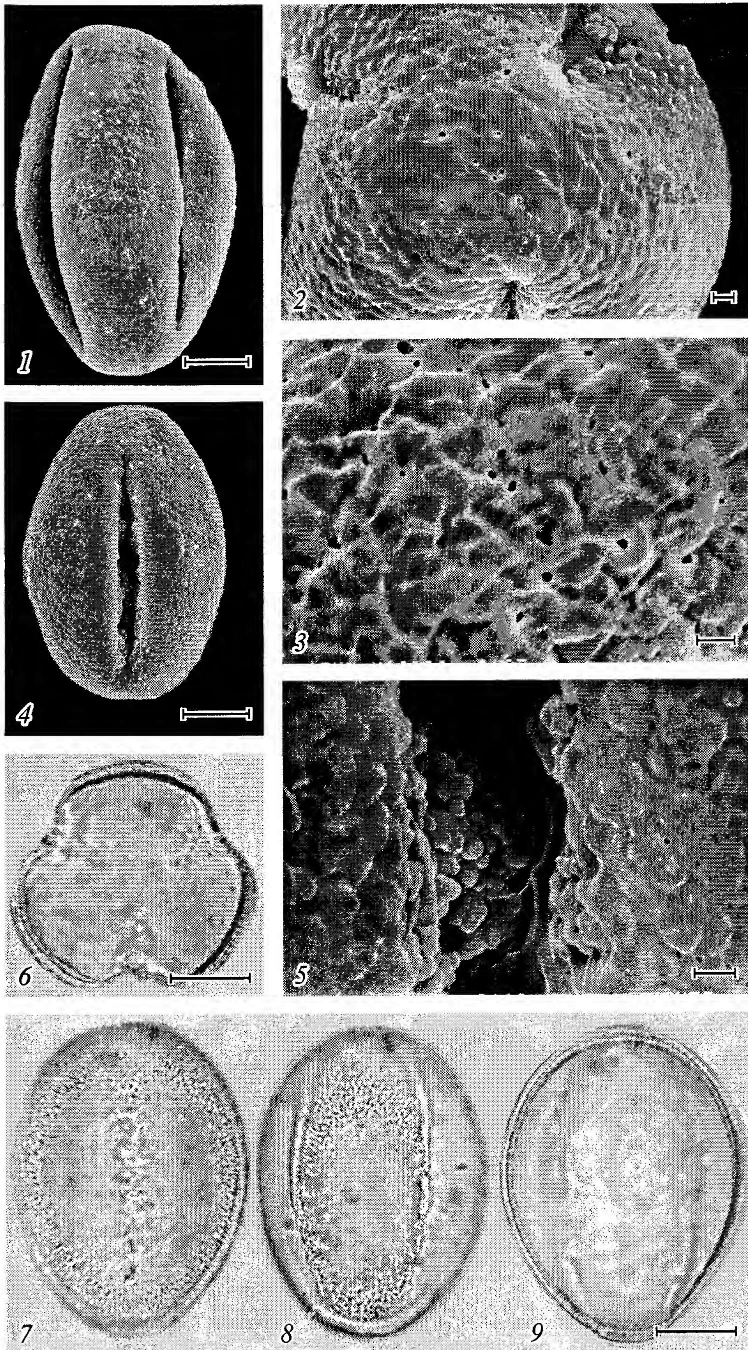


Таблица I. Микрофотографии пыльцевых зерен *Byblis gigantea*.

1, 4 — общий вид; *2* — апокольпиум почти гладкий с редкими перфорациями; *3* — извилисто-морщинистая скульптура с перфорациями; *5* — фрагмент борозды с бугорчатой мембраной; *6* — вид с полюса; *7* — вид со стороны борозды; *8* — вид со стороны мезокольпиума; *9* — оптический срез. *1—5* — СЭМ, *6—9* — СМ. Масштабные линейки, мкм. *1, 4, 6* — 9—10; *2, 3, 5* — 1.

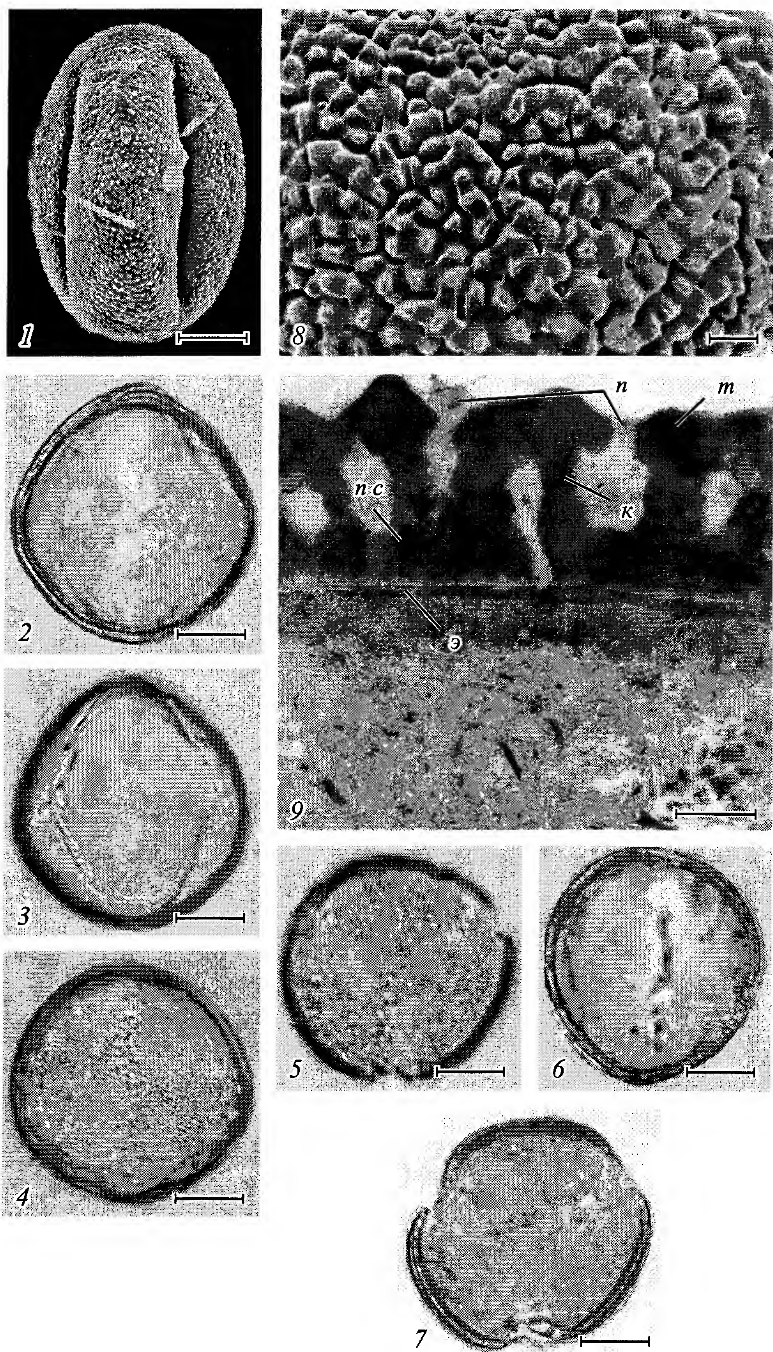


Таблица II. Микрофотографии пыльцевых зерен *Byblis liniflora*.

1—4, 6 — общий вид с экватора; *5, 7* — вид с полюса; *8* — звездчато-бугорчатая скульптура; *9* — срез через экзину, эктэкзина представлена тектумом с перфорациями и коническими бугорками, колумеллами и подстилающим слоем с редкими каналами; эндэкзина — в виде одной отчетливой ламеллы. *т* — тектум, *к* — колумелла, *пс* — подстилающий слой, *э* — эндэкзина, *п* — перфорация. *1, 8* — СЭМ; *2—7* — СМ; *9* — ТЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1—7* — 10, *8, 9* — 1.

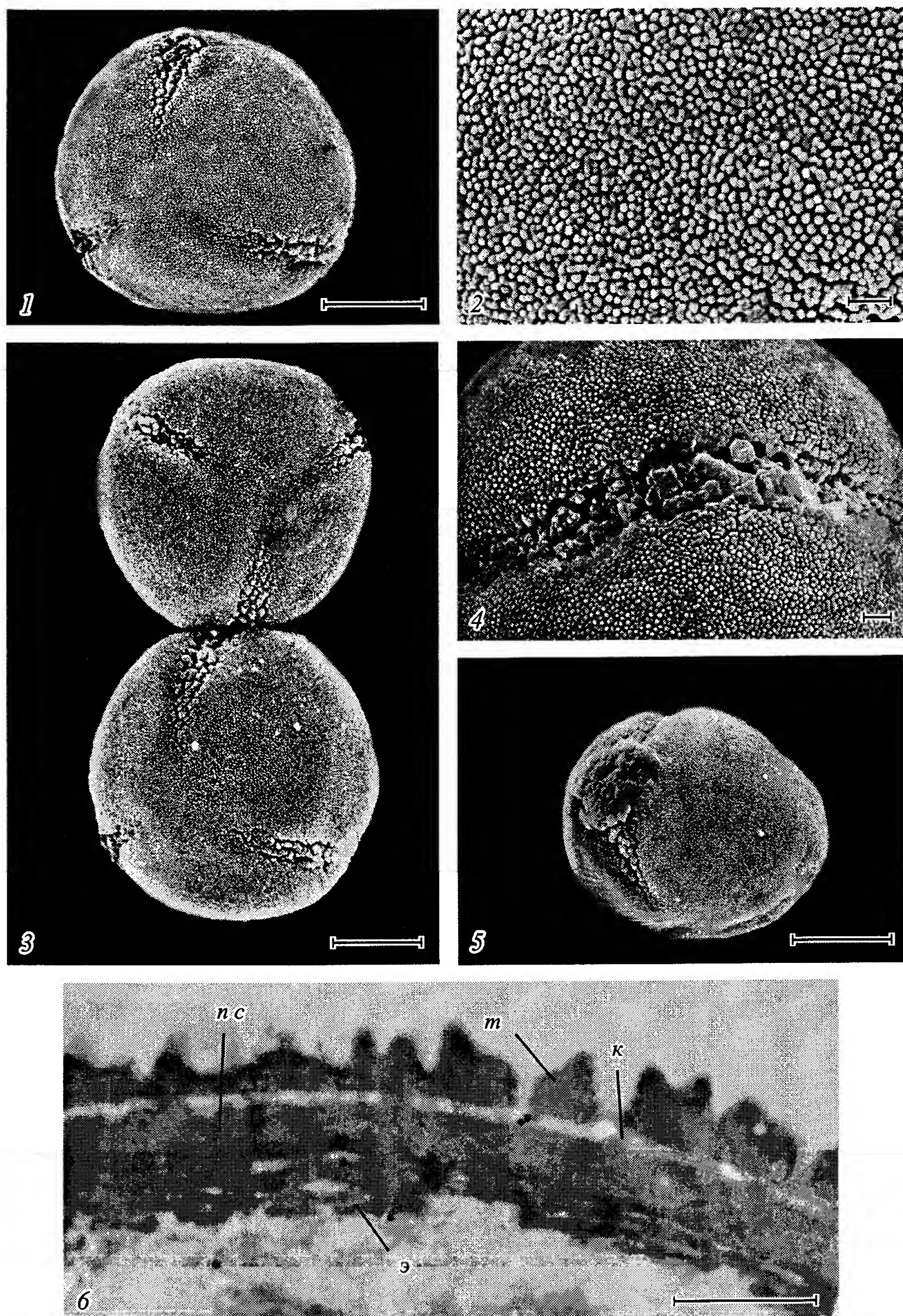


Таблица III. Микрофотографии пыльцевых зерен *Roridula dentata*.

1, 3 — общий вид с полюса; *2* — деталь скульптуры; *4* — фрагмент борозды с бугорчатой мембраной; *5* — вид со стороны мезокольпиума, в борозде видна крупная ора; *6* — срез через экзину, тектум бугорчатый с редкими перфорациями, колумеллы очень короткие, плохо выраженные, довольно мощный подстилающий слой, эндэкзина ламеллятная, ламеллы короткие, расположенные, по крайней мере в 3 слоя, иногда наблюдаются включения гранул. Обозначения те же, что и на табл. II. *1—5* — СЭМ, *6* — ТЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1, 3, 5* — 10; *2, 4, 6* — *1*.

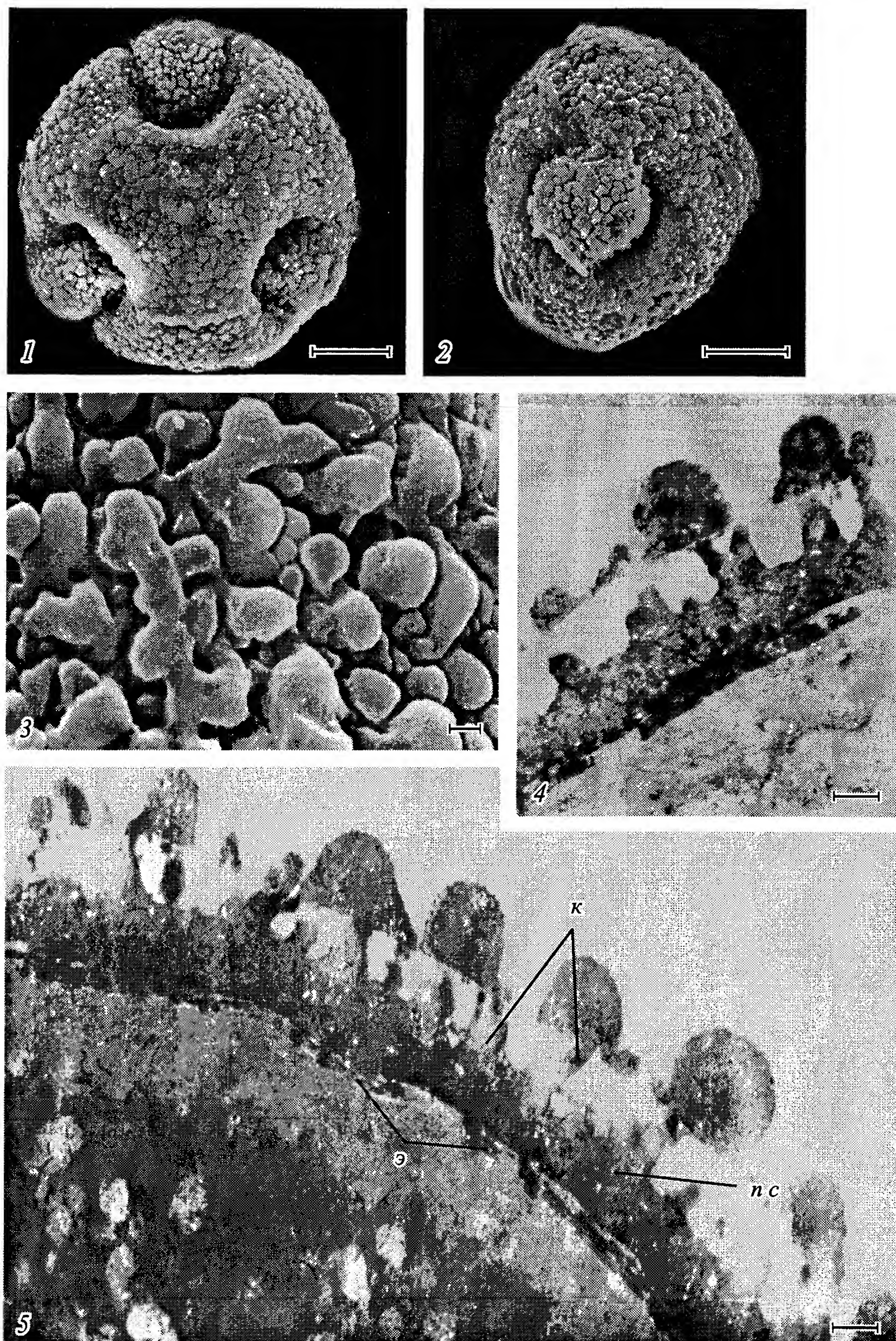


Таблица IV. Микрофотографии пыльцевых зерен *Roridula gorgonias*.

1 — вид с полюса; *2* — вид со стороны поры; *3* — деталь скульптуры; *4,5* — срез через экзину, тектум прерывистый, образован головками колумелл, инфратектум представлен тонкими колонками колумелл, подстилающий слой мощный, эндэкзина ламеллятная, представлена тонким прерывистым слоем. Обозначения те же, что и на табл. II. *1—3* — СЭМ; *4, 5* — ТЭМ. Масштабная линейка, мкм: *1, 2* — 10; *3—5* — 1.

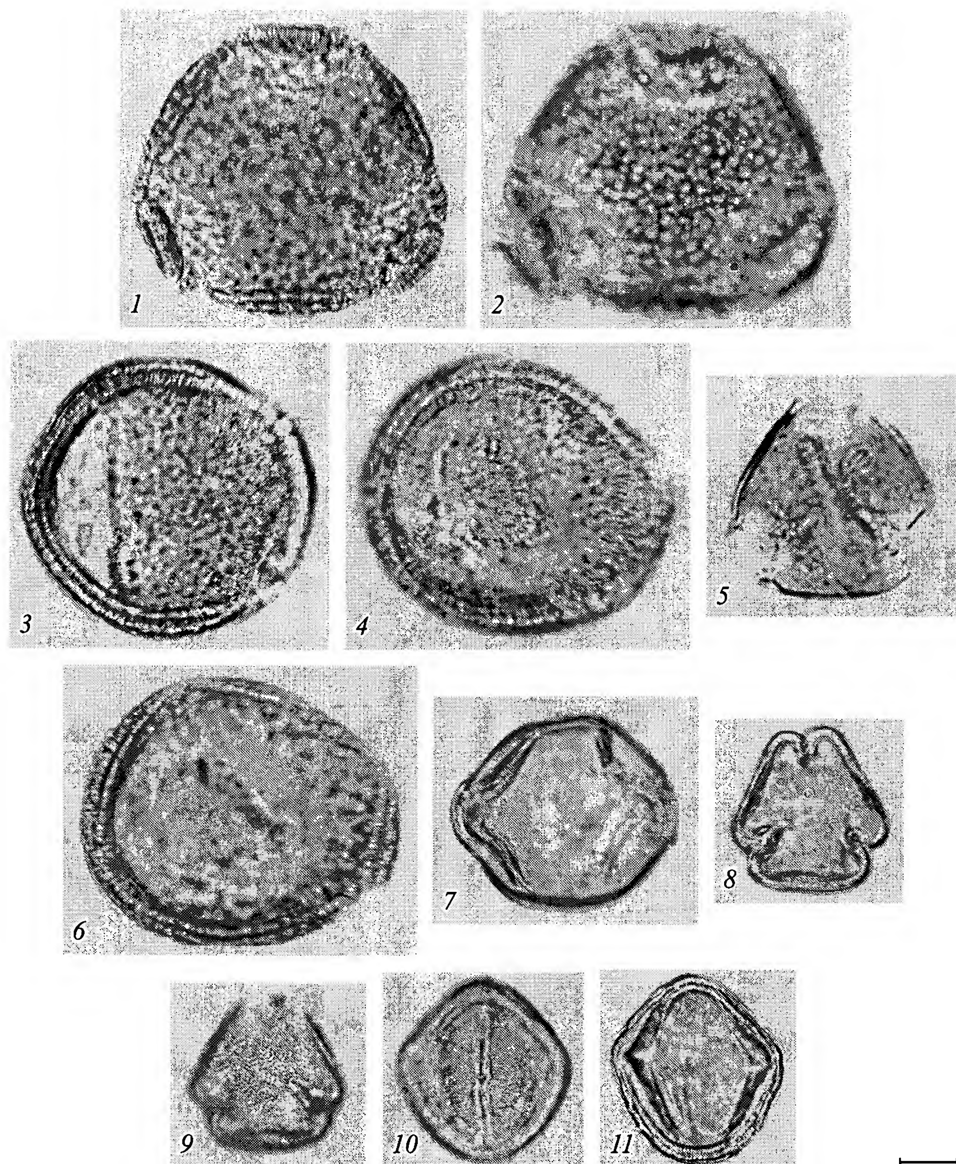


Таблица V. Микрофотографии пыльцевых зерен *Roridula gorgonias* (*1—4*, *6*), *R. dentata* (*5*, *7*) и *Cheiranthera liniaris* (*8—11*).

1, 2 — вид с полюса; *3* — вид со стороны мезокольпиума; *4, 6* — вид со стороны поры; *5* — вид с полюса; *7* — вид с экватора; *8, 9* — вид с полюса; *10, 11* — вид с экватора. *1—11* — СЭМ. Масштабные линейки: *1—11* — 10 мкм.

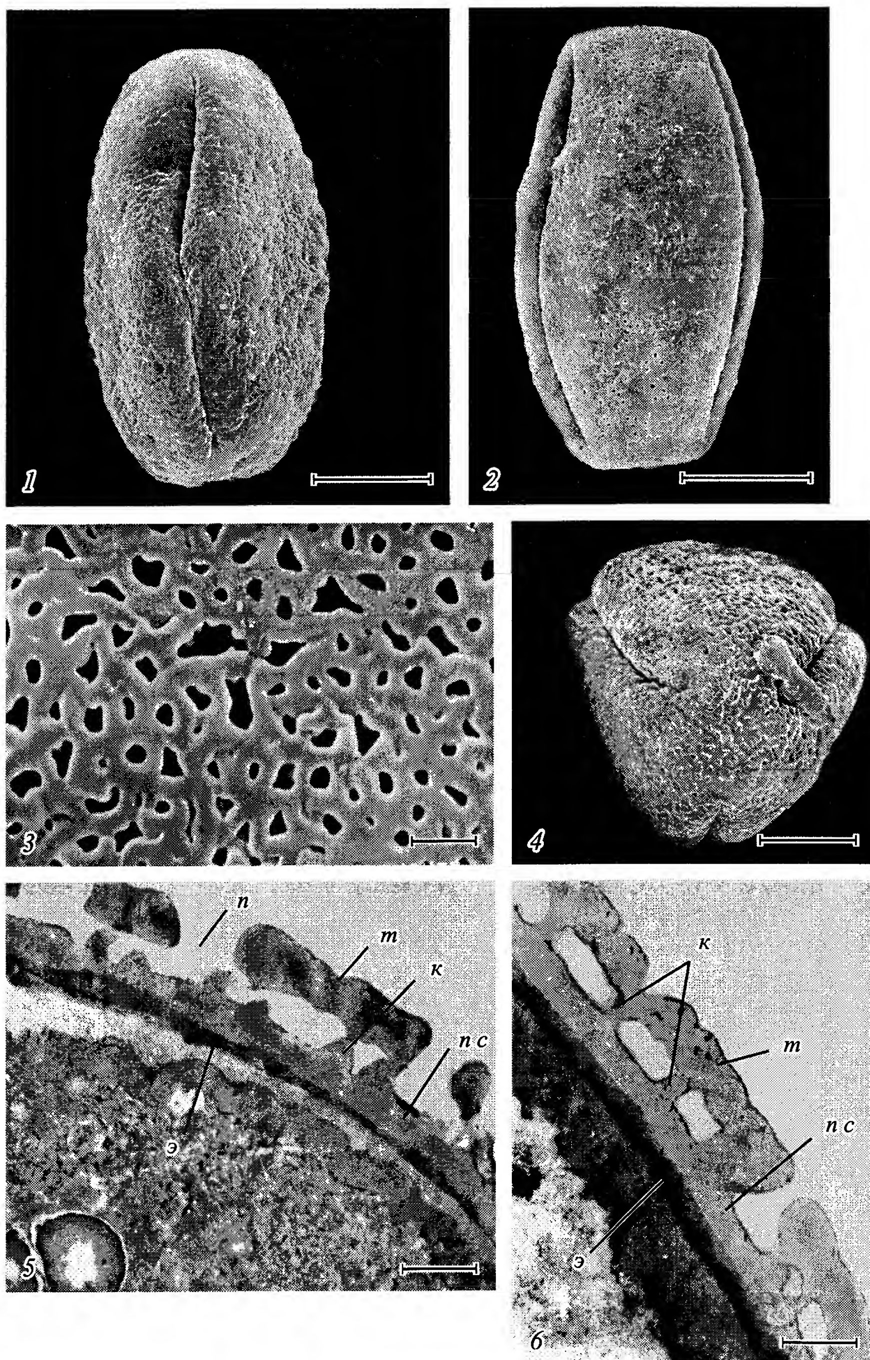
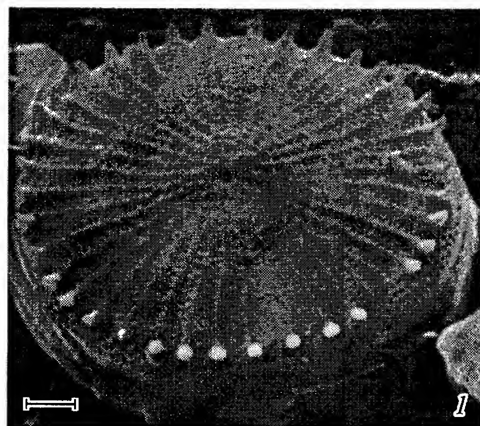
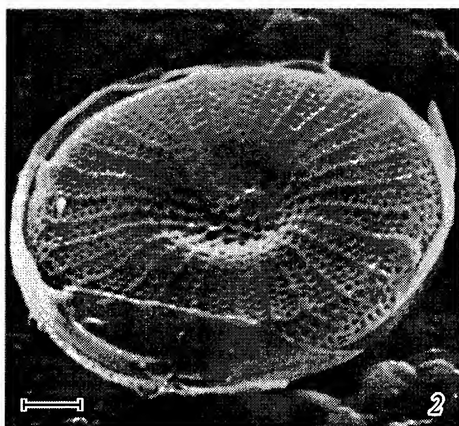
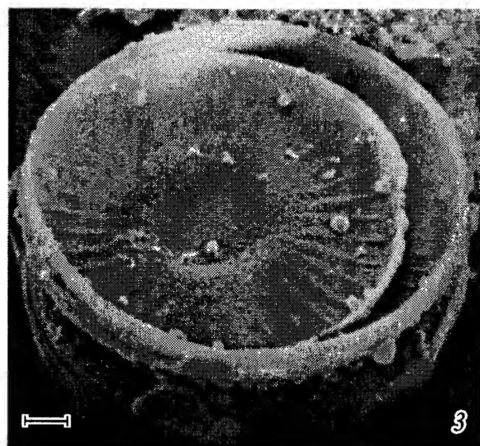


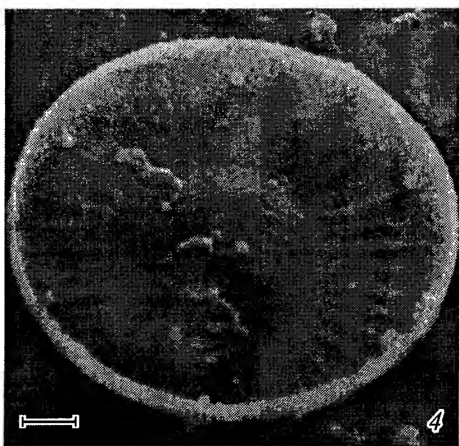
Таблица VI. Микрофотографии пыльцевых зерен *Cheiranthera liniaris* (*1—4*), *Pronaya elegans* (*5*) и *Hymenosporum flavum* (*6*).

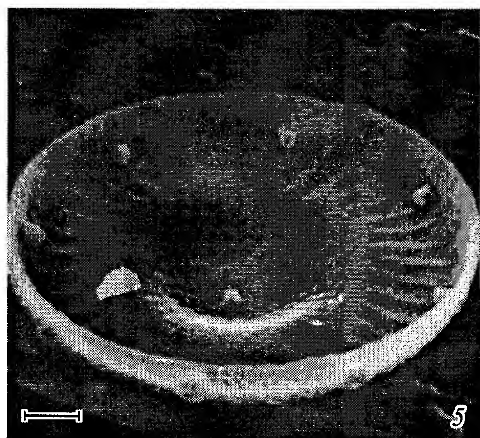
1 — вид со стороны борозды; *2* — вид со стороны мезокольпиума; *3* — деталь сетчатой скульптуры; *4* — вид с полюса; *5, 6* — срезы через экзину: тектум прерывистый, с широкими перфорациями (*5*), почти сплошной (*6*), подстилающий слой равен по толщине тектуму, колумеллы короткие расставленные, эндэкзина в виде одной отчетливой ламеллы. *1—4* — СЭМ; *5, 6* — ТЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1, 2, 4* — 10; *3, 5, 6* — 1.











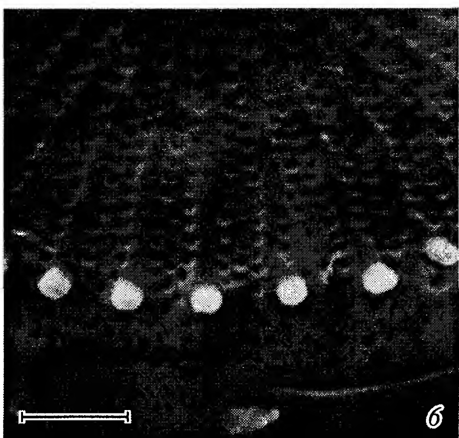
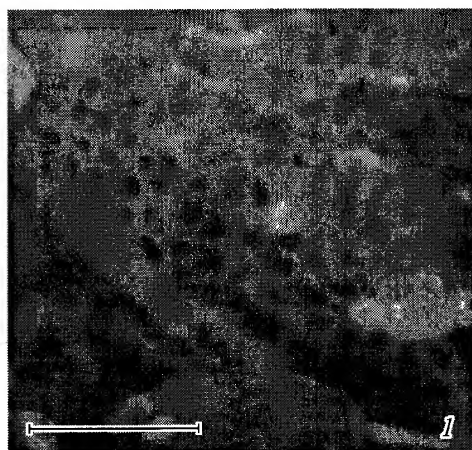
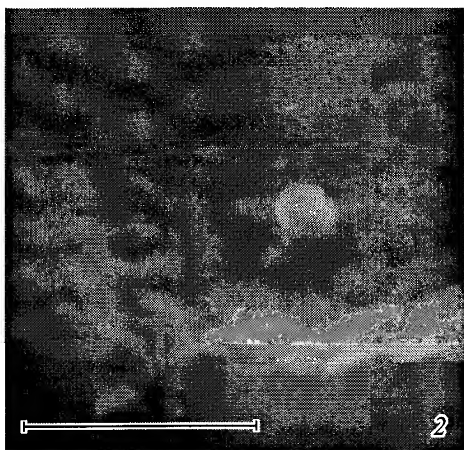
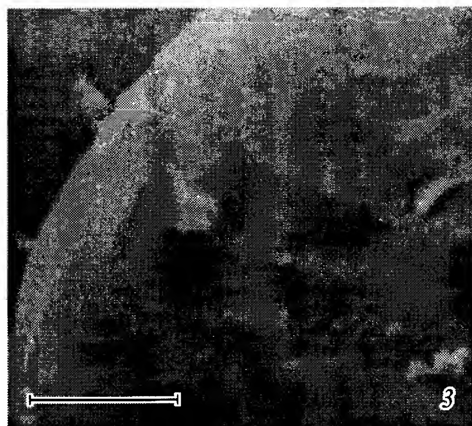


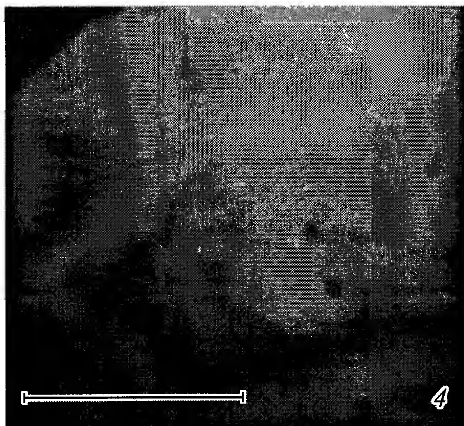
Таблица I. *Stephanodiscus delicatus* (СЭМ)

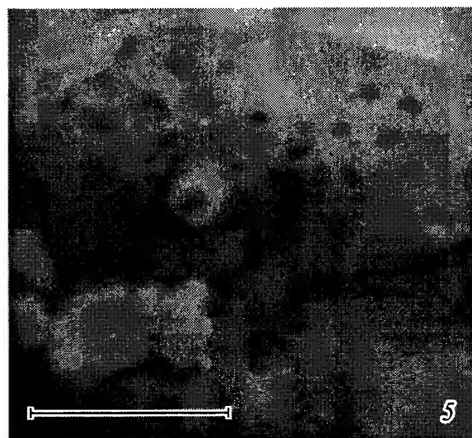
1, 2 — створки с внешней поверхности; *3—5* — створки с внутренней поверхности; *6* — загиб створки, шипы, краевой вырост с внешней поверхности. Масштабная линейка — 1 мкм.











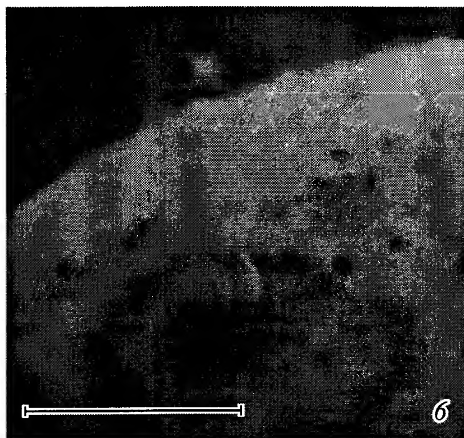


Таблица II. *Stephanodiscus delicatus* (СЭМ)

1 — загиб створки с внешней поверхности; *2* — центральный вырост с двумя опорами, ареолы закрытые, с куполообразным крибрумом (внутренняя поверхность); *3—5* — краевые выросты с двумя опорами с внутренней поверхности; *6* — двугубый вырост с внутренней поверхности. Масштабная линейка — 1 мкм.